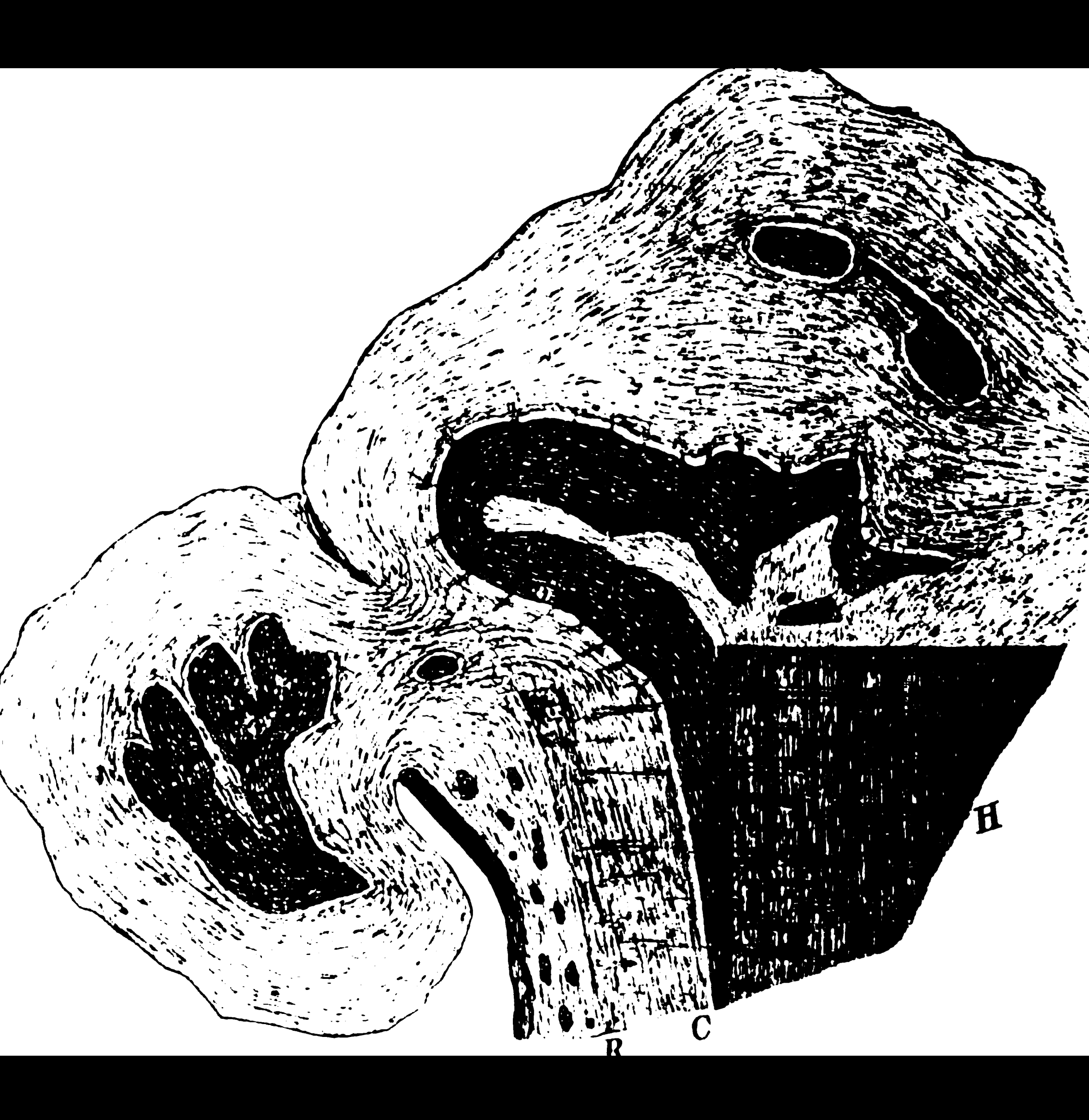


Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Fünfundvierzigster Band

Mit 3 lithographierten Tafeln und 80 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1908

Druck von E. Buchbinder, Neuruppin.

Inhalt.

Heft 4; ausgegeben im Mai 1908.

Verzeichnis der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 8 Mk. 75 Pfg.,
für den Einzelverkauf 11 Mk. — Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfundvierzigster Band. Erstes Heft.
Mit 14 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1907

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis [illegible] September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11,

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im November 1907.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Über die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel.

Von

Hans Winkler.

Mit 14 Textfiguren.

Schon von mehreren Forschern und bei verschiedenen Pflanzen ist es versucht worden, einen Blattstiel derart in das Verzweigungssystem einzuschalten, daß er fernerhin dauernd einen integrierenden Bestandteil der Hauptachse bildete. Der Versuch ist indessen nur in verhältnismäßig seltenen Fällen einigermaßen gelungen. Daß dem so ist, kann von vornherein nicht überraschen, da die anatomischen und physiologischen Unterschiede zwischen Stengel und Blatt im allgemeinen so erheblich sind, daß eine gegenseitige erfolgreiche Vertretung der beiderlei Organkategorien in den meisten Fällen als gänzlich ausgeschlossen erscheint.

Daß trotzdem der Versuch, dem Blatte die Stelle und Funktion des Stammes zu übertragen, mehrfach unternommen wurde, hängt wohl mehr oder weniger mit der lange bekannten Tatsache zusammen, daß die Natur selbst uns an einigen Pflanzen, deren Zahl freilich gering genug ist, den Versuch mit Erfolg vorgemacht hat.

Abgesehen von den zahlreichen Farnen, auf deren Wedeln blattbürtige Knospen auftreten, war wohl *Bryophyllum calycinum* die erste Phanerogame, bei der man fand, daß sich auf ihren Blattspreiten kleine Sprosse entwickeln können. Die seither dazu gefundenen Fälle, Begonien, *Tolmiea Menziesii*, *Cardamine*-Arten usw. sind so bekannt, daß ich hier auf ihre Aufzählung verzichten kann. Nun bleiben allerdings in allen diesen Fällen, wo spontan blattbürtige Sprosse auftreten, diese klein und kommen, worauf wir später noch zurückzukommen haben, im allgemeinen nur wenig über das Knospenstadium hinaus. Immerhin konnte durch solche Vorkommnisse die Hoffnung auf das Gelingen des erwähnten Versuches gestärkt werden.

Der erste, der meines Wissens versucht hat, den Blattstiel einzuschalten, war Knight (1803; vgl. 1841, S. 101). Sein Objekt war der Weinstock, an dem er junge Sprosse auf Blattstiele pfropfte. Die Verwachsung gelang, und die aufgepfropften Sprosse entwickelten sich zu Zweigen von 9—10 Fuß Länge. Im Herbst wurde der Blattstiel untersucht, und es ergab sich, daß er unterhalb der Verbindungsstelle Holz gebildet hatte. Nähere anatomische Angaben werden nicht gemacht, auch leider nicht untersucht, ob die aufgepfropften Zweige und die sie tragenden Blattstiele mehrere Jahre lebensfähig blieben, was übrigens nach meinen Versuchen mit anderen Pflanzen nicht zu bezweifeln ist.

Mit diesem Knightschen Versuche ist prinzipiell die Frage natürlich entschieden, und zwar positiv; um so überraschender ist es, daß der wichtige Versuch nie wiederholt wurde, um die zahlreichen interessanten Fragen zu beantworten, die sich durch ihn entscheiden ließen. Es liegt auf der Hand, daß insbesondere die experimentelle Anatomie wichtige Ergebnisse von einem näheren Studium des zum Stamm umgewandelten Blattstieles erwarten dürfte.

Von späteren erfolgreichen Versuchen zu unserem Gegenstand sind mir nur noch drei bekannt geworden. Der eine stammt von Carrière, der — ich zitiere nach de Vries, 1890, S. 49 — als Objekt Blätter der Orange wählte. „Nachdem diese abgeschnitten und in Töpfe gepflanzt waren und sich gut bewurzelt hatten, wurden kleine, noch krautartige Zweiglein derselben Sorte als Edelreiser vorbereitet und auf den oberen Teil des Blattstiels durch Ansaugen gepfropft. Carrière beobachtete einen solchen Pfropfling 4 Jahre lang; er wuchs kräftig heran. Die Spreite des Blattes war gestorben, der Blattstiel aber war zu einem zylindrischen Stamme von 1,5 cm Diameter geworden, an welchem nur noch mit Mühe die letzten Reste der Flügel erkannt werden konnten.“ Auch hier scheint eine nähere anatomische Untersuchung nicht vorgenommen worden zu sein.

Der dritte Versuch wurde von Vöchting angestellt. Er setzte (1892, S. 78) auf die Stiele frischer kräftiger Blätter der Runkelrübe Sproßreiser ein, die, soweit sie in aufrechter Stellung aufgepfropft waren, auch anwuchsen. „Niemals aber fand ein eigentlich gedeihliches Wachstum statt, vielmehr blieben die entstehenden Sprosse stets schwächlich und bedeckten sich dicht mit Blüten. Die größte Länge erreichte ein solcher Trieb mit nahezu 30 cm; alle übrigen blieben kürzer.“ Angaben über etwaige anatomische Veränderungen in den Blattstielen werden nicht gemacht.

Der letzte Versuch endlich, der die Einschaltung des Blattstieles in das Verzweigungssystem zum Gegenstand hat, ist in jüngster Zeit von Kny angestellt worden. Er wandte (1904, S. 373) nicht, wie die drei eben erwähnten Forscher, die Methode der Pfropfung an, sondern benutzte die bekannte Fähigkeit mancher *Begonia*-Arten, auf dem Stielpunkte ihrer Blattspreite spontan oder in Reaktion auf gewisse äußere Reize Knospen anzulegen. Versuchsobjekt war *Begonia rex*. Kräftige Blätter dieser Pflanze „wurden mit dem unteren Teile des Stieles in Gartenerde eingepflanzt und im Warmhause sorgfältig gepflegt. Es traten Adventivsprosse aus der Basis der Spreite oberhalb der Insertionsstelle des Blattstiels hervor. Außerdem erschienen sehr gewöhnlich noch ein bis mehrere Sprosse an der Basis des Blattstieles. Falls letztere rechtzeitig entfernt wurden, blieben die oberen Sprosse mehrere Monate am Leben, produzierten, besonders wenn einer die anderen in der Entwicklung zurückdrängte, eine größere Zahl Laubblätter und aus deren Achseln Blütenstände. Von den Früchten brachten es einige bis nahe zur Reife."

Kny berichtet auch kurz über einige anatomische Veränderungen, die er bei einem solchen sproßtragenden Blattstiel am Ende des Versuches fand. Wir werden auf diese noch zurückzukommen haben.

Nachdem also durch die eben angeführten Experimente, insbesondere durch die von Knight und Carrière, die Tatsache an sich sichergestellt ist, daß sich — wenigstens bei gewissen Pflanzen — der Blattstiel dauernd in das Achsensystem einschalten läßt, bleibt vor allem die wichtige Frage zu entscheiden, inwieweit er unter dem Einflusse der geänderten Funktion und Stellung im Verzweigungssystem seine anatomische Struktur verändert, ob er, mit anderen Worten, imstande ist, Stammbau anzunehmen.

Die anatomischen Unterschiede im Bau von Stamm und Blattstiel sind bekanntlich meistens sehr groß, den durchaus verschiedenen Anforderungen entsprechend, die an die Gewebe der beiderlei Organkategorien gestellt werden. Der Blattstiel hat eine geringere Last zu tragen und weniger Wasser und Assimilate zu leiten als der Stamm und ist — wenn es sich nicht gerade um „immergrüne" Pflanzen handelt, also um solche, deren Blätter mindestens zwei Vegetationsperioden hindurch lebenstätig bleiben — von erheblich kürzerer Lebensdauer. Demgemäß ist sein Gefäß- und Siebröhrensystem quantitativ geringer ausgebildet, die Fähigkeit, sekundäre Elemente zu bilden, fehlt meist in ihm ganz oder ist doch nur in

sehr beschränktem Maße vorhanden, und ebenso fehlen völlig alle diejenigen Gewebe, die, wie Kork und Borke, im Stamm die Aufgabe haben, als Ersatz für die im Laufe der Jahre verloren gehende Epidermis zu dienen. Zu alledem kommt, daß, was die Gewebeanordnung anbelangt, zwischen Blattstiel und Stamm insofern ein fundamentaler Unterschied besteht, als gewöhnlich in ersterem die Gewebe mehr oder weniger ausgesprochen dorsiventral, in letzterem radiär angeordnet sind.

Diese strukturellen und histologischen Unterschiede zwischen den beiden Organen, die ich ja an dieser Stelle nicht eingehender darzustellen brauche, sind in der Tat in vielen Fällen so bedeutende, daß die völlige Umwandlung des einen Typus in den anderen zunächst als nicht sehr wahrscheinlich erscheint, um so weniger, als es sich ja bei den Blattstielen, wenn sie zu dem Versuche verwendet werden, um ausgewachsene fertig differenzierte, nicht mehr embryonale Organe handelt, deren Dasein an sich ein sehr ephemeres ist.

Man wird daher von vornherein geneigt sein, das Gelingen unseres Versuches noch am ehesten bei solchen Pflanzen zu erwarten, deren Blätter an sich mehrjährig und besonders robust sind, und bei denen die anatomische und histologische Struktur derjenigen des Stammes schon normalerweise möglichst ähnlich ist. Zweifellos ist diese Annahme auch nicht unberechtigt; und doch werden wir sehen, daß sich der Ersatz des Stammes durch den Blattstiel am vollkommensten und mit weitestgehender Annäherung an die Achsenstruktur gerade bei einer Pflanze erreichen läßt, deren außerordentlich zarte und hinfällige Blätter die eben erwähnten Unterschiede gegenüber dem Stammbau in extremer Weise zeigen.

Von den beiden möglichen Methoden, den Blattstiel in das Verzweigungssystem einzuschalten, hat die eine: Blätter zu verwenden, auf deren Spreite Sprosse entstehen können, aus leicht ersichtlichen Gründen große Vorteile vor der anderen: Blätter zu benutzen, auf deren Spreite man Knospen oder Sprosse aufpfropft. Für die zweite Methode sind natürlich nur größere kräftige und widerstandsfähige Blätter zu verwenden, und die Aussicht auf Erfolg ist nicht allzugroß, da es ziemlich schwierig ist, das Reis an der richtigen Stelle einzusetzen, und die Verwachsung selbst bei Pflanzen, die sich sonst leicht pfropfen lassen, nicht immer willig ist.

Die Schwierigkeiten der anderen Methode liegen natürlich vor allem in der Wahl des Objektes. Pflanzen, die spontan oder nach Isolierung der Blätter Sprosse auf diesen entstehen lassen, sind an

sich selten, soweit unsere Kenntnisse jetzt reichen, und von den wenigen eignet sich, wie wir sehen werden, die Mehrzahl nicht für unseren Versuch.

Ich habe nach beiden Methoden experimentiert, werde aber über die mit Erfolg nach der Pfropfmethode angestellten Versuche erst später berichten, da sie erst zum Teil abgeschlossen sind. In der vorliegenden Mitteilung werde ich mich also darauf beschränken, über Versuche zu referieren, deren Ziel es war, den Blattstiel solcher Pflanzen, die spreitenständige Knospen bilden können, derart in das Verzweigungssystem einzuschalten, daß er dauernd als der Träger der sich auf der Spreite weiter entwickelnden Triebe zu fungieren hatte.

I. Die Einschaltung des Blattstieles.

Von vornherein sind für den beabsichtigten Versuch zwei Wege denkbar. Man kann nämlich das Blatt, dessen Stiel man einschalten will, entweder an der Mutterpflanze daranlassen, oder aber es lostrennen und vor oder nach dem Beginn des Austreibens seines blattbürtigen Sprosses zur Bewurzelung bringen.

Der erstere Weg ist nun aber nicht ohne weiteres beschreitbar, und zwar vor allem deswegen nicht, weil zwischen den blattbürtigen Knospen und den Vegetationspunkten der Mutterpflanze verwickelte Korrelationen bestehen, infolge deren die ersteren solange am Austreiben verhindert werden, als noch lebende oder wenigstens wachsende Vegetationspunkte an der Tragpflanze vorhanden sind. Das hat vor allem Goebel (1903) für *Begonia rex* und *Bryophyllum calycinum* nachgewiesen. Nun kann man zwar allerdings diesem Übelstande dadurch abhelfen, daß man, wie Goebel (a. a. O.) das bei *Begonia* tat, alle Stammvegetationspunkte beseitigt oder eingipst. Aber das ist technisch bei manchen Gewächsen, wie bei *Tolmiea* und *Cardamine*, kaum durchführbar, bei anderen ist es ohne Erfolg.

Bis zu einem gewissen Grade der Entwicklung lassen sich doch übrigens auch bei *Begonia, Tolmiea* und *Cardamine* die spreitenständigen Knospen heranziehen, ohne daß die jeweiligen Tragblätter von der Mutterpflanze losgelöst werden oder diese entknospt wird. Aber ihre Entwicklung steht sehr bald völlig still, und, was für uns besonders wichtig ist, die sich auf den Blättern entwickelnden jungen Pflänzchen haben das Bestreben, sich sehr bald durch Pro-

duktion eigener Wurzeln selbständig zu machen, wodurch die betreffende Pflanze natürlich für unsere Zwecke unbrauchbar wird.

Auf Grund dieser Erfahrungen schlug ich den zweiten Weg ein; die zum Versuch zu verwendenden Blätter wurden also von der Mutterpflanze abgeschnitten und unter den üblichen Vorsichtsmaßregeln als Blattstecklinge kultiviert.

Die Pflanzen, deren Blätter dazu geeignet sind, lassen sich in zwei Abteilungen bringen, je nachdem spreitenständige Knospen bei ihnen von vornherein normal vorhanden sind, oder erst nach dem Isolieren und infolge der Trennung von der Mutterpflanze entstehen. Ich experimentierte mit *Bryophyllum calycinum*, *Cardamine pratensis*, *Tolmiea Menziesii*, *Lycopersicum*-Arten, *Pinellia tuberifera*, verschiedenen Begonien und *Torenia asiatica*. Von allen diesen Pflanzen hat nur die letzterwähnte keine spontanen spreitenbürtigen Knospen; da aber gerade sie bei weitem die besten Resultate ergab, so wurden vorerst die Versuche mit den anderen Pflanzen nur mehr nebenher angestellt, um so mehr, als sie nur bei Begonien Erfolg zu verheißen scheinen. Sie sollen daher auch nur kurz behandelt und nur die mit *Torenia* angestellten eingehender dargestellt werden.

a) *Bryophyllum calycinum.*

Die Crassulacee *Bryophyllum calycinum* ist wohl diejenige Pflanze, von der das Vorkommen spreitenständiger Knospen am längsten bekannt ist. Von Berge (1876) wurde ihre Entwicklungsgeschichte untersucht und Wakker (1885), de Vries (1890), Goebel (1902, 1903, 1905) und Mathuse (1906) haben allerlei für uns wichtige Versuche mit den knospentragenden Blättern angestellt. Diese ergaben, daß im allgemeinen die blattrandständigen Sproßanlagen, solange ihre Mutterblätter an der Pflanze daransitzen, nicht über die allerersten Entwicklungsstadien hinauskommen; sie lassen sich aber rasch zu kräftiger Entwicklung bringen, wenn man das Mutterblatt isoliert. Doch läßt sich dieser Effekt auch noch dadurch erreichen, daß man an noch an der Pflanze befestigten Blättern den Mittelnerven an der Blattbasis quer durchschneidet, oder dadurch, daß man, ohne das Blatt selbst irgendwie zu verletzen, der Versuchspflanze die Gipfelknospe und alle Seitenknospen ausbricht oder aber diese eingipst.

Immer aber, wenn die Blattrandknospen weiterwachsen, beginnen sie ihre Weiterentwicklung damit, daß sie Wurzeln treiben. Wie Goebel (1902, S. 420) hervorhebt, ist das zweifellos darin

begründet, daß der Gefäßbündel-Anschluß des blattbürtigen Sprosses an das Leitungssystem des Mutterblattes unvollkommen ist.

Es ist nun im Hinblick auf die Verwendbarkeit der Pflanze für unsere Zwecke bemerkenswert, daß auch dann, wenn man die Blattrandknospen durch irgend eine der erwähnten Methoden zur Entwicklung gebracht hat und ihnen die Wurzeln immer abschneidet oder wenigstens diesen jede Möglichkeit der Wasseraufnahme nimmt, das Wachstum der Sprosse bald stille steht. Das zeigen Versuche von Goebel (1902, S. 419) und von Mathuse (1906, S. 19), welch letzterem es gelang, auf einem gut bewurzelten Blattsteckling von *Bryophyllum calycinum* einen der spreitenständigen Sprosse durch immer wiederholtes Abschneiden der Würzelchen sich bis zu einer Höhe von 7 cm entwickeln zu lassen. Dann aber brach auch er von der Spreite los und fiel ab.

In meinen im Winter 1902 und 1906 angestellten Versuchen verhielten sich die Blätter sowohl von *Bryophyllum calycinum* wie von *Bryophyllum crenatum* gerade so. Immer, wenn der blattbürtige Trieb ein gewisses Alter erreicht und etwa 6—7 Blattpaare produziert hatte, löste er sich von dem Mutterblatte los, ganz gleichgültig, ob ihm die Wurzeln gelassen wurden oder nicht. Das trat stets auch dann ein, wenn der sich entwickelnde Sproß an einen Stab angebunden war, so daß die seine vorzeitige Ablösung begünstigende Zugwirkung seines Eigengewichtes wegfiel.

Eine dauernde Einschaltung des Blattes ließ sich also hier nicht erreichen.

Ohne Zweifel ist das darauf zurückzuführen, daß die an sich nur schwach ausgebildete Gefäßstrecke zwischen dem Bündelsystem des jungen Sprosses und dem seines Mutterblattes keiner wesentlichen sekundären Verstärkung fähig ist. Und unverstärkt vermag sie den Ansprüchen eines sich stetig vergrößernden Triebes offenbar nicht gerecht zu werden. Wenn dagegen die blattbürtigen Knospen nicht am Blattrande, sondern mitten auf der Spreite über einem der kräftigeren Hauptnerven des Blattes oder am Stielpunkt der Spreite entstehen würden, so würde sehr wahrscheinlich eine dauernde Einschaltung des Blattstieles zu erzielen sein, da dieser, wie Goebel (1903, S. 134) und Mathuse (1906, S. 46) fanden, bei Stecklingskultur des Blattes und nach Entknospung der Mutterpflanze zu einer gewissen sekundären Gewebebildung gebracht werden kann. Wenn man aber an isolierten Blättern die randständigen Knospen wegschneidet, so tritt zwar fast stets nach einiger

Zeit regenerative Sproßneubildung ein, aber die neuen Knospen werden stets an der Blattstielbasis angelegt, nie auf der Spreitenfläche.

Für unsere Zwecke war daher *Bryophyllum* kein geeignetes Objekt. Vielleicht wäre *Bryophyllum cochleatum* geeigneter, bei dem (Illustr. hortic., Bd. 7, 1860, S. 74) „des rejetons se développent plus volontiers dans le centre du sinus formé par la jonction des folioles, et dans le sillon même du rhachis“.

b) *Cardamine pratensis.*

Verschiedene Arten der großen Gattung *Cardamine,* vor allem *Cardamine pratensis*, tragen, wie seit langem bekannt ist, blattbürtige Knospen, die oft beschrieben worden sind. Besonders Vöchting (1878, S. 104) und Riehm (1905) haben in größerem Maßstabe mit *Cardamine pratensis* experimentiert. Wie bei *Bryophyllum*, verharren auch bei *Cardamine*, solange die Blätter noch am Stocke festsitzen, diese spreitenständigen Anlagen für gewöhnlich im Knospenzustande. Doch kommt es auch, besonders an sehr feuchten Standorten vor, daß sie, vor allem an den älteren, basalen Rosettenblättern austreiben, offenbar, weil sich die korrelativen Wechselwirkungen zwischen den Anlagen und dem Sproßvegetationspunkt zu lockern beginnen. Durch Isolieren der Blätter und Kultur in feuchtem Raum oder auf Wasser lassen sie sich stets sofort zum Austreiben bringen.

Aber auch bei *Cardamine* ist nun wieder zu beobachten, daß die blattbürtigen Triebe von Anbeginn ihrer Entwicklung an das Bestreben zeigen, sich selbständig und unabhängig von der Wasserversorgung durch das Mutterblatt zu machen, d. h. sehr frühzeitig Wurzeln zu erzeugen. Häufig entstehen sogar, wenn man ein Blatt isoliert kultiviert, beim Austreiben der auf ihm ruhenden Knospen die Wurzeln vor den Blättern. Wenn sie dann den Boden erreicht haben oder sonstwie in Stand gesetzt werden, Wasser aufzunehmen, dann wachsen auch die beblätterten Triebe kräftig heran, es entstehen neue, selbständige Individuen aus ihnen, und die zwischen ihren Basen gelegenen Teile des Mutterblattes sterben ab.

Der Blattstiel selbst bewurzelt sich dabei nur selten. Läßt man aber auf einem Blatte nur einen einzigen Sproß zur Entwicklung kommen und schneidet die Wurzeln, die dieser bildet, jeweils nach ihrem Entstehen ab, so gelingt es zwar unschwer, den Stiel des Mutterblattes zur Bewurzelung zu bringen. Aber auch dann bleibt doch der spreitenständige Sproß in seiner Entwicklung stets

sehr erheblich hinter solchen zurück, die durch ihre eigenen Wurzeln Wasser aus dem Boden aufnehmen konnten. Seine Blätter nehmen bald eine tief dunkelrote Farbe an, dabei bleiben sie schmal und zeigen nur geringes Längenwachstum, und die ganze junge Rosette stellt, nachdem 3—4 Blätter an ihr entstanden waren, die Bildung weiterer Organe völlig ein. Kurz, der Sproß nimmt einen Habitus an, wie ihn auch im Boden wurzelnde Rosetten erhalten können, wenn sie sehr trocken gehalten werden. Nach einiger Zeit, längstens nach 3 Monaten starb dann das Ganze ab.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß hier anhaltender Wassermangel der Hauptgrund für den Stillstand in der Entwicklung ist. Denn auch im letzten Stadium, kurz vor dem Absterben des Ganzen, ist die Entwicklungsfähigkeit bei den blattbürtigen Sprossen noch vorhanden, da sie sofort lebhaft weiterwachsen, wenn man sie in feuchtem Sand weiterkultiviert und ihnen ihre eigenen Wurzeln läßt.

Da nun der Stiel des Mutterblattes selbst reichlich bewurzelt ist, und die Erde, in der er kultiviert wurde, immer feucht gehalten wurde, so daß im Mutterblatte selbst kein Wassermangel herrschen konnte, so bleiben nur zwei Möglichkeiten, das Sichnichtentwickeln der Knospen zu erklären. Erstens konnte es darauf beruhen, daß die spreitenständige Knospe keinen unmittelbaren Gefäßanschluß an das Bündelsystem des Mutterblattes hatte, so daß ihr dessen Wasservorrat nichts nützte.

Aber diese Erklärungsmöglichkeit ist auszuschließen, da die Anschlüsse in der Tat vorhanden sind. So bleibt nur die Annahme übrig, daß die Leitungsfähigkeit des Blattstieles für Wasser sich, wenn überhaupt, dann jedenfalls nur in sehr geringem Maße über das für die Spreite erforderliche Maß hinaus steigern läßt, und daß er auch nicht dazu befähigt ist, wesentlich gesteigerten Ansprüchen an seine wasserleitende Tätigkeit durch entsprechende Ausbildung sekundärer Elemente gerecht zu werden.

Dieser letztere Punkt verdient insofern betont zu werden, als gerade *Cardamine pratensis* sich sonst hinsichtlich der anatomischen Ausbildung der Gewebe als verhältnismäßig plastisch erwiesen hat, wie besonders die Versuche von Schenck (1885, S. 481) beweisen, der bei submers vegetierenden Exemplaren von *Cardamine pratensis* eine sehr starke Reduktion des wasserleitenden Gewebesystems im Vergleich zu dem von Landexemplaren konstatieren konnte. Die Fähigkeit, nach der negativen Seite hin regulativ zu reagieren,

also auf verminderte Ansprüche an das Leitsystem mit entsprechend verminderter Ausbildung dieses Systems zu antworten, ist also bei *Cardamine pratensis* vorhanden. Es scheint aber dieser Befähigung keine entsprechende Reaktionsfähigkeit nach der positiven Seite hin gegenüber zu stehen, und es ist klar, daß infolgedessen die Pflanze kein für unsere Zwecke geeignetes Versuchsobjekt sein kann.

c) *Tolmiea Menziesii.*

Fast ebenso wie *Cardamine pratensis* verhielt sich die Saxifragacee *Tolmiea Menziesii,* von der ebenfalls bekannt ist, daß ihre grundständigen Blätter meistens am Stielpunkt der Spreite Knospen tragen, die, noch während die Blätter am Mutterstocke sitzen, austreiben und je einen, allerdings nur wenige Blätter entwickelnden Sproß bilden (vgl. die Abbildung bei Kerner, 1898, II, S. 37). Erst wenn die Blätter den Boden berühren, so daß die Würzelchen der spreitenständigen Triebe in den Boden eindringen können, tritt rasche Weiterentwicklung ein, wobei das Mutterblatt allmählich abstirbt. Dieser Vorgang dient, zumal die grundständigen Blätter in ziemlich großer Anzahl vorhanden sind und ihre Stiele bis 30 cm lang werden, in reichlichem Maße zur vegetativen Vermehrung der Pflanze am natürlichen Standorte (Rosendahl, 1905, S. 5).

Wurzeln entstehen an den Blattknospen, wie die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Lukasch (1894) ergeben haben, schon sehr frühzeitig, und damit ist auch hier wieder das Bestreben der blattbürtigen Sprosse gekennzeichnet, sich, sowie die äußeren Umstände ihnen die Weiterentwicklung ermöglichen, vom Mutterblatte unabhängig zu machen.

Tolmiea verhält sich also in dieser Hinsicht wie *Cardamine,* und es kann daher nicht überraschen, wenn sie auch dem Versuche, den Blattstiel zur dauernden Basis der Spreitensprosse zu machen, den gleichen Widerstand entgegenstellt.

Wie bei *Cardamine,* wachsen auch bei *Tolmiea,* wenn man das abgetrennte Blatt mit seiner Stielbasis in feuchten Sand steckt, so daß die Spreite mit dem zunächst noch ruhenden jungen blattbürtigen Triebe frei in feuchte Luft ragt, die Wurzeln rasch in die Länge. Der Sproß selbst wächst gar nicht weiter oder kümmert, wenn man die Wurzeln an der Wasseraufnahme hindert oder ganz abschneidet, und auch der Stiel des Tragblattes selbst bewurzelt sich nur selten (in meinen, im Sommer 1905 angestellten Versuchen einer von 50). Durch die Spreite findet zwar zweifellos eine mäßige

Wasseraufnahme statt, aber die genügt offenbar nicht für die Dauer, so daß das ganze Blatt samt dem Sproß bald an Wassermangel zugrunde geht. Auch das bewurzelte Blatt verhielt sich nicht anders.

Nun sind, wie Lukasch (1894, S. 3) feststellte, Gefäßanschlüsse zwischen dem Bündelsystem des Blattstieles und dem des jungen Triebes schon frühzeitig vorhanden, und wir kommen daher auch für *Tolmiea* zu dem Schlusse, daß die Leistungsfähigkeit des Blattstiels hinsichtlich der Wasserleitung nur wenig über das normale Maß hinaus gesteigert werden kann, und daß er auch sekundär sein Leitsystem nicht zu verstärken vermag. Überhaupt scheint die Pflanze ziemlich wenig plastisch zu sein, da Lukasch auch aus isoliert kultivierten Blatteilen keine Neuanlagen von Sprossen oder Wurzeln erzielen konnte. Die Versuche mit *Tolmiea* wurden daher nicht weiter ausgedehnt.

d) *Lycopersicum.*

Bei *Lycopersicum cerasiforme* Dun. und *Lycopersicum pyriforme* Dun., besonders häufig bei einer gelbfrüchtigen Varietät der ersteren Art, hat Duchartre (1853) beobachtet, daß auf ihren Blättern in den Achseln der Fiedern Sprosse auftraten, die sofort in Entwicklung traten, bis 20 cm lang wurden und normale Blüten bildeten. Bis zu 4 Sprosse fanden sich auf einem Blatte, und zwar gewöhnlich etwa in dessen Mitte, weder dem basalen noch dem apikalen Ende genähert. Duchartre erwähnt, nachdem er festgestellt hat, daß die Struktur des Blattstieles dorsiventral, die der blattbürtigen Sprosse radiär war, ausdrücklich (S. 249), daß „ce fait anormal n' a déterminé aucun changement appréciable dans les dimensions ni dans la structure anatomique du pétiole commun de ces feuilles ramifères“.

Es ist mir nicht gelungen, eine der von Duchartre beobachteten Varietäten der Tomate zu erhalten, obwohl von den verschiedensten botanischen Gärten Proben zur Aussaat kamen, die unter dem Namen *Lycopersicum cerasiforme* und *pyriforme* gingen. Auch Blattstecklinge, die von zahlreichen Varietäten daraufhin beobachtet wurde, brachten niemals Sprosse hervor, weder auf der Spreite, noch an der Stielbasis, obwohl sie sich sehr leicht und rasch bewurzelten und Monate lang am Leben erhalten werden konnten. Dagegen gelang es, solchen isolierten eingewurzelten Tomatenblättern Sprosse aufzupfropfen und diese zu lebhafter Entwicklung zu bringen. Doch soll, dem Programm der vorliegenden

Arbeit gemäß, über das Resultat dieser Versuche an anderem Orte berichtet werden.

e) *Pinellia tuberifera.*

Die Aracee *Pinellia tuberifera* Ten. (*Atherurus ternatus* Blume) bildet da, wo die drei Teilblättchen an der Spitze des gemeinsamen Blattstieles sich vereinigen, eine kleine blattbürtige Zwiebel, deren Entwicklungsgeschichte von Meyer (1867), Peter (1876) und Hansen (1881) untersucht worden ist. Daß es sich in der Tat um eine blattbürtige, und nicht etwa um eine auf den Blattstiel verschobene achselständige Knospe handelt, geht unter anderem daraus hervor, daß unten an der Basis des Blattes noch eine blattstielständige Zwiebel sitzt, der der morphologische Wert einer Achselknospe zukommt.

Von diesen spreitenständigen Zwiebeln hatte schon Hansen (1881, S. 167) durch einige Versuche festgestellt, daß sie sich erst dann zu Sprossen weiter entwickeln, wenn sie nach dem Absterben ihres Mutterblattes mit der Sandunterlage in Berührung kommen, und daß zwischen den beiden an einem Blatte sitzenden Zwiebeln korrelative Wechselwirkungen bestehen, auf Grund derer das Vorhandensein und das Austreiben der basalen Zwiebel die Weiterentwicklung der oberen hemmt.

Meine im Sommer 1903 mit *Pinellia tuberifera* angestellten Versuche ergaben im wesentlichen dasselbe Resultat. Wurden die Blattstiele, die mehrere Dezimeter lang werden können, über der unteren Zwiebel abgeschnitten und mitsamt der Spreite und der stielpunktständigen oberen Zwiebel als Blattsteckling kultiviert, so bewurzelten sie sich in meinen Versuchen niemals, obwohl manche länger als ein halbes Jahr frisch und am Leben blieben. Ihr basales Ende schwoll an und bildete dichtgedrängt stehende Zwiebeln in großer Zahl, aus denen bald neue, lebhaft vegetierende Sprosse erzogen werden konnten. Aber die obere spreitenständige Zwiebel rührte sich nicht, bildete übrigens auch keine Wurzeln. Sie trat erst dann in Entwicklung ein, wenn der Blattstiel ganz weggeschnitten und sie mit der Spreite allein kultiviert wurde. Daraus geht hervor, daß nicht nur von der basalen Zwiebel, sondern auch von dem Blattstiel selbst korrelative Hemmungen ausgehen, die die Entwicklung der oberen Zwiebel zugunsten von Neubildungen aus dem Blattstielgewebe verhindern. Welcher Art die sind, soll noch näher untersucht werden.

Jedenfalls zeigen die Versuche, daß auch bei *Pinellia tuberifera* sich eine dauernde Einschaltung des Blattstieles nicht erzielen läßt, weshalb auch von anatomischen Veränderungen in ihm keine Rede sein kann.

f) *Begonia.*

Von allen den Pflanzen, die spontan spreitenständige Knospen anlegen, sind gewisse *Begonia*-Arten diejenigen, bei denen die Knospen sich an Ort und Stelle am weitesten entwickeln können. Die zahlreichen Arten der großen Gattung verhalten sich darin allerdings sehr verschieden. Weitaus die Mehrzahl derjenigen Begonien, die überhaupt am Stielpunkte ihrer Blattspreiten Knospen tragen, entwickeln diese zu lebhaft wachsenden Trieben erst nach dem Absterben oder Isolieren des Mutterblattes, verhalten sich also im wesentlichen ebenso wie die im vorhergehenden geschilderten Gewächse. Doch gelingt es, wie Goebel (1903, S. 137) an *Begonia rex* zeigte, auch bei diesen Arten, die blattbürtigen Sprosse zum Wachstum anzuregen, solange die Blätter selbst noch an der Mutterpflanze sitzen; dadurch nämlich, daß alle Stengelvegetationspunkte ausgebrochen werden. Über die weitere Entwicklung der so auf den Blättern zum Austreiben gebrachten Triebe gibt Goebel nichts an.

Was nun hier im Experiment erreichbar ist, geschieht bei manchen Arten spontan. Dabei möchte ich es zunächst dahingestellt sein lassen, ob das, wie Goebel (1903, S. 137) vermutet, auch bei ihnen darauf beruht, „daß die Verbindung der Blätter mit den Vegetationspunkten der Sproßachse eine von der gewöhnlichen abweichende ist, sei es, daß die Sproßvegetationspunkte so beschaffen waren, daß sie nicht mehr als stärkste Anziehungscentren für die Baumaterialien der Pflanze thätig sind, sei es, daß die Leitungsbahnen, die zu jenen führen, nicht normal functioniren".

Häufig sind die Sprosse, die sich in diesen Fällen auf den Blättern entwickeln, Infloreszenzen; so bei *Begonia Ameliae*, einem Bastard zwischen *Begonia Bruanti* ♀ und *Begonia Roezli* ♂ (Duchartre 1886, S. 86), *Begonia prolifera* (de Candolle 1859, S. 135), vielleicht auch *Begonia unifolia* Rose (Trelease 1904, S. 79) und anderen. Doch kommt es auch vor, daß die aussprossenden Triebe neben Infloreszenzen auch Blätter tragen, die sich zur Größe des Mutterblattes entwickeln und ihrerseits wieder Tochtersprosse erzeugen, so daß, wie Meisner (1836, S. 42) für

die tropische *Begonia sinuata* beschrieben hat, „oft drei bis vier Generationen, teils blühend, teils schon mit reifen Früchten aufeinandersitzen". Das Gleiche konnte ich bei der *Begonia rex* „Garteninspektor Schmeiß" beobachten, die zwar am Stielpunkt der Spreite meistens nur kleine ruhende Knöllchen bildet, gelegentlich aber auch beblätterte Triebe an derselben Stelle erzeugt, deren Blätter ihrerseits eine dritte Generation im Knospenzustande tragen.

Kny (1904, S. 373) hat, wie bereits erwähnt, diese Fähigkeit mancher Begonien, blattbürtige Knospen anzulegen, mit Erfolg benutzt, um bei *Begonia rex* den Stiel eines isolierten Blattes zum Träger eines beblätterten Individuums zu machen. Meine eigenen Versuche mit zahlreichen Arten von *Begonia* sind noch nicht abgeschlossen, so daß ich erst später über sie berichten kann. Auch auf die von Kny in dem eingeschalteten Blattstiel beobachteten anatomischen Veränderungen gehe ich jetzt nicht ein, da wir im 2. Kapitel unserer Untersuchungen darauf zurückkommen müssen.

Jedenfalls ist sicher, daß sich bei *Begonia* der Blattstiel einschalten läßt. Das geht aus Knys Versuch hervor, das ergeben auch die meinigen, soweit sie abgeschlossen vorliegen. Ohne nun der späteren ausführlichen Darlegung der mit *Begonia* angestellten Experimente vorgreifen zu wollen, möchte ich hier vorerst nur darauf hinweisen, daß das erstens damit zusammenhängen dürfte, daß isolierte *Begonia*-Blätter sich im allgemeinen sehr leicht bewurzeln, zweitens aber und vor allem damit, daß das Wasserleitungssystem des *Begonia*-Blattstieles sehr leistungsfähig ist. Es hat ja bei fast allen Sorten der *Begonia rex* eine relativ große Blattfläche mit Wasser zu versorgen und ist vielleicht ohne weiteres imstande, auch übernormalen Ansprüchen glatt und ohne die Mitwirkung sekundär erzeugter Elemente zu genügen. Dazu kommt bei unseren Versuchen, daß die Spreite des isolierten Mutterblattes gewöhnlich bald abzuwelken beginnt und bald ganz abstirbt, so daß das ganze Wasserleitungsvermögen des Blattstieles dem sich entwickelnden Triebe zur Verfügung steht. Wenn dieser daher keine großen Dimensionen erreicht, wie das ja für Infloreszenzen im allgemeinen zutrifft, so kann es nicht wundernehmen, wenn dann in dem Blattstiele sekundäre Veränderungen gar nicht auftreten. Tatsächlich haben denn auch Duchartre (1886, S. 88) und de Candolle (1890, S. 22) zwischen infloreszenztragenden und nichtinfloreszenztragenden Blattstielen von *Begonia Ameliae* keinerlei anatomische

Unterschiede konstatieren können. Näher auf diese Fragen soll indessen hier um so weniger eingegangen werden, als wir so wie so im 2. Kapitel auf sie zurückkommen werden.

g) Pflanzen mit epiphyllen Infloreszenzen.

Wenigstens kurz erwähnen möchte ich noch die Pflanzen mit epiphyllen Infloreszenzen, obwohl ich wegen Materialmangel mit ihnen noch keine Versuche habe anstellen können.

Wir verdanken de Candolle (1890) eine wertvolle Monographie der epiphyllen Infloreszenzen, in der außer den von uns bereits besprochenen *Begonia*-Arten mit spreitenständigem Blütenstand als hierhergehörige Pflanzen aufgezählt und zum größten Teile auch untersucht sind: *Helwingia japonica* Dietr. *(Cornaceae)*, *Phyllonoma (Dulongia) ruscifolia* Willd. *(Saxifragaceae)*, *Ph. laticuspis* Turcz., *Ph. integerrima* Turcz., verschiedene *Chailletia*- und *Stephanopodium*-Arten *(Dichapetalaceae)*, *Polycardia phyllanthoides* Lam. *(Celastraceae)*, *P. Hildebrandtii* Baill., *Peperomia Haenkeana* Opiz *(Piperaceae)*, *P. foliiflora* R. et Pav., *Phyllobotryum spathulatum* Muell. Arg. *(Flacourtiaceae)*, *Leptaulus daphnoides* Benth. *(Icacinaceae)* und *Erythrochiton hypophyllanthus* Planch. *(Rutaceae)*.

Auf Grund morphologischer, entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchung kommt de Candolle zu der Ansicht, daß es sich wenigstens bei *Helwingia*, *Phyllonoma*, *Chailletia*, *Stephanopodium*, *Polycardia*, *Begonia* und *Erythrochiton* um echte, blattbürtige Infloreszenzen tragende Blätter handelt. Goebel dagegen (1901, S. 622) glaubt, daß es sich in den meisten dieser Fälle um eine Verschiebung der in der Blattachsel angelegten Knospen und um eine Verwachsung mit dem Blatte handele, hält aber bei *Phyllonoma acuminata* H. B. K. selbst auf Grund eigener entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen die Infloreszenz für echt epiphyll. Freilich behauptet anderseits Thouvenin (1890, S. 125 ff.), gestützt auf vergleichende anatomische Untersuchungen fertiler und steriler Blätter von *Phyllonoma ruscifolium*, daß „le pédicelle inséré sur la tige est concrescent sur une certaine longueur avec la feuille à l'aisselle de laquelle il se trouve". Doch ist seine Begründung dieser Auffassung nicht sehr überzeugend. Ähnliches gilt von der auf vergleichend anatomischen Studien beruhenden Interpretation, die Barth (1896, S. 30 ff.) von den epiphyllen Infloreszenzen der *Chailletia*-Arten gibt.

Eine volle Einigung ist, wie man sieht, über den morphologischen Wert der epiphyllen Infloreszenzen noch nicht erzielt, was wohl in erster Linie daran liegt, daß das Material für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die hier allein ausschlaggebend sein können, nur sehr schwer zu erhalten ist. Indessen scheint mir für mehrere Fälle, vor allem für solche, wo in der Achsel der fertilen Blätter normale Achselknospen stehen, die Annahme kaum zu umgehen zu sein, daß es echte epiphylle Infloreszenzen bei den betreffenden Pflanzen gibt, daß also in diesen Fällen der Blattstiel in das Verzweigungssystem eingeschaltet werden und als Träger der Infloreszenz funktionieren kann.

Wenn, wie die Untersuchungen von de Candolle ergaben, dabei die anatomische Beschaffenheit steriler Blätter von der infloreszenztragender nicht wesentlich abweicht, so hängt das, wie Goebel (1901, S. 622) mit Recht bemerkt, zweifellos damit zusammen, daß für die Versorgung der kleinblütigen Infloreszenzen das Leitbündelsystem der Blattmittelrippe ausreicht. Ob freilich, falls sich an der Infloreszenz mehrere und umfangreiche Früchte ausbilden, nicht noch nachträglich anatomische Veränderungen in dem Blatte auftreten, bedarf erst noch der Untersuchung. In denjenigen Fällen jedenfalls, wo wie bei *Chailletia* und *Stephanopodium* anatomische Differenzen vorhanden sind, die im wesentlichen darin bestehen, daß der Blattstiel resp. die Blattmittelrippe unterhalb der Insertion der Infloreszenz eine Vermehrung der Bündel in stengelähnlicher Anordnung erkennen läßt, kann man daraus keineswegs etwa wie Thouvenin Schlüsse auf die echte Stengelnatur der betreffenden Blattteile ziehen, da, wie wir aus unseren Versuchen sehen werden, selbst ausgewachsene Blätter, über deren echte Blattnatur nicht der geringste Zweifel obwalten kann, nachträglich mehr oder weniger stengelähnlichen Bau annehmen können, wenn Sprosse auf ihnen zur Entwicklung kommen.

Es wäre nicht undenkbar, daß die Gewächse mit echt epiphyllen Infloreszenzen ein gutes Versuchsmaterial für unsere Zwecke abgeben könnten, wenn es nämlich gelänge, die Infloreszenzen durch geeignete Kulturbedingungen, etwa Dekapitierung und Entknospung der Mutterpflanze usw., in vegetative Sprosse umzuwandeln. Leider stand mir kein Material für solche Versuche zu Gebote.

h) *Torenia asiatica.*

Aus unseren bisherigen Untersuchungen ergibt sich, daß, entgegen dem, was man an sich erwarten sollte, gerade bei solchen Pflanzen, bei denen schon normal auf der Spreite blattbürtige Sprosse oder Knospen vorkommen, sich der Blattstiel nicht dauernd als Stengelunterlage für die Weiterentwicklung dieser Sprosse einschalten läßt, abgesehen vielleicht von einigen *Begonia*-Arten. Es gibt nun aber einige Pflanzen — groß ist ihre Anzahl freilich nicht — bei denen zwar normal blattständige Knospen nicht vorhanden sind, die aber, wenn sie isoliert und als Blattstecklinge kultiviert werden, auf der Spreite Regenerativsprosse bilden.

Wie ich früher (Winkler, 1903) auseinandergesetzt habe, lassen sich die Blätter der höheren Pflanzen nach dem Ort, an dem sie, als Stecklinge behandelt, Adventivsprosse bilden, in drei Gruppen bringen. Die erste Gruppe ist dadurch charakterisiert, daß bei ihnen der normale Ort der regenerativen Sproßbildung die Basis des Blattstieles ist oder, wenn nicht das ganze Blatt, sondern nur ein Teil der Spreite zu dem Versuche verwendet wird, die durch den Schnitt an der Blattlamina geschaffene Basis. Diesem Typus I entsprechend verhält sich weitaus die Mehrzahl der bisher untersuchten Blätter, und es ist klar, daß die zur ersten Gruppe gehörigen Blätter für unsere Einschalt-Versuche nicht verwendbar sind. Ebensowenig sind das diejenigen, die nach Typus III regenerieren, d. h. diejenigen, bei denen die Knospen gar nicht auf dem Blatte selbst oder auf dem von ihm gebildeten Callus entstehen, sondern auf den von dem Blatte erzeugten Wurzeln, wie das z. B. bei *Thladiantha dubia* (Vöchting, 1899, S. 124), *Theophrasta* (Poiteau, 1840, S. 355) und nach eigenen Versuchen u. a. bei *Rumex acetosella* der Fall ist.

Anders ist es mit der zweiten Gruppe, die in zwei Untertypen zerfällt. Der eine, Typus IIa, umfaßt diejenigen Fälle, in denen die blattbürtigen Regenerationssprosse auf dem Stielpunkte der Spreite entstehen, also an derselben Stelle, wo sich bei *Tolmiea* die normalen blattständigen Knospen finden. Dieser Typus ist, soweit die bisherigen Erfahrungen reichen, sehr selten und tritt wohl mit einiger Regelmäßigkeit nur bei *Begonia rex* auf. Ausnahmsweise aber kann nach ihm gelegentlich auch einmal ein Blatt regenerieren, das sonst dem Typus I folgt. So fand ich es einmal bei *Lophospermum erubescens*, das an sich regelmäßig aus der Stielbasis Sprosse bildet.

Es gelang in dem erwähnten Falle auch, den am oberen Ende des Stieles zum Vorschein gekommenen Trieb zur Entwicklung zu bringen und damit den Blattstiel dauernd einzuschalten. Nach einem halben Jahre hatte der Sproß eine Länge von fast 50 cm erreicht, und während die Spreite des Mutterblattes abgestorben war, hatte sich der Stiel bis zu einem Durchmesser von ca. $^3/_4$ cm verdickt. Leider ist aber das Exemplar im Winter 1903 während meiner einjährigen Abwesenheit von Tübingen zugrunde gegangen und nicht konserviert worden, so daß ich keine Angaben über die anatomischen Veränderungen in dem Blattstiel machen kann.

Auch bei *Pogostemon patchouli*, der sonst nach Typus I regeneriert, fand Mathuse (1906, S. 6) einmal ein Blatt, bei dem am Stielpunkt der Spreite Knospen erschienen. Doch hat er deren Weiterentwicklung nicht beobachtet, und in meinen Versuchen regenerierte *Pogostemon* ausschließlich nach Typus I.

Dagegen gelang es mir, unter den nach Typus IIb regenerierenden Pflanzen, bei denen die Regenerativsprosse an beliebigen Stellen der Blattspreite entstehen, endlich eine zu finden, bei der sich die dauernde Einschaltung des Blattstieles mit der wünschenswertesten Vollkommenheit erzielen ließ, nämlich *Torenia asiatica.* Außer dieser Scrophulariacee gehören zu Typus IIb noch *Begonia quadricolor*, *Drosera* und *Dionaea*. *Begonia quadricolor* habe ich nicht untersuchen können, und die *Drosera*-Arten sowohl wie *Dionaea muscipula* ließen sich zwar leicht zu regenerativer Sproßbildung auf der Blattfläche veranlassen, aber eine Einschaltung des Blattstieles oder von Teilen der Lamina konnte bei ihnen deswegen nicht erhalten werden, weil sich die Blattbasis nie bewurzelte. Ebenso verhielt sich übrigens *Cephalotus follicularis.* —

Von *Torenia asiatica* habe ich früher (Winkler 1903) nachgewiesen, daß ihre isolierten Blätter gewöhnlich mehrere bis viele Regenerativsprosse bilden, deren Entstehungsort die Basis des Blattstieles, dieser selbst auf seiner ganzen Ausdehnung oder irgend ein beliebiger Punkt der Blattspreite sein kann. Küster (1903, S. 425, Anm. 2) und Lindemuth (1903, S. 483) geben allerdings an, daß sie bei Nachuntersuchungen *Torenia asiatica* nur zur Regeneration nach Typus I veranlassen konnten, auch Mathuse (1906, S. 7) erhielt nur einmal Knospung nach Typus IIb, und Goebel (1904, S. 122) fand bei *Torenia Fournieri*, daß Adventivknospen nur aus der Blattstielbasis hervorbrachen. Diese abweichenden Resultate erklären sich wohl zum Teil daraus, daß die Blattstecklinge nicht

richtig behandelt wurden, zum Teil auch aus in der Tat vorhandenen individuellen Unterschieden. Allerdings trifft Goebels Vermutung, daß ich mit einer besonderen, vielleicht durch Bastardierung entstandenen Rasse experimentiert hätte, sicher nicht zu, da es mir seither bei häufiger Wiederholung der Versuche gelang, bei Torenien, die aus Samen der verschiedensten Provenienz erzogen wurden, Regeneration nach Typus IIb zu erhalten. Selbst *Torenia flava, exappendiculata, Fournieri* und *pedunculata* ergaben oft das gleiche Resultat.

Es kann auch nicht etwa eine besondere Kulturrasse der *Torenia asiatica* in Betracht kommen, die ja seit vielen Jahrzehnten schon in europäischen Gärten kultiviert wird und in zahlreichen Spielarten Gegenstand des gärtnerischen Handels ist. Denn die Blätter einer *Torenia asiatica*, die ich selber im März 1904 am natürlichen Standorte sammelte, an lichten Stellen des Urwaldes, der die kleine Insel Noesa kembangan an der Südküste von Java überzieht, regenerierten, als ich sie in Buitenzorg isoliert kultivierte, ebenfalls nach Typus IIb. Nebenbei sei hier bemerkt, daß ich, trotzdem ich ausdrücklich darauf achtete, durchaus keine Anhaltspunkte dafür gewinnen konnte, daß die Pflanze von ihrer Fähigkeit, sich durch blattbürtige Adventivsprosse vegetativ zu vermehren, jemals am natürlichen Standorte Gebrauch macht.

Wenn so auch zweifellos die Fähigkeit, ihre Blätter nach Typus IIb regenerieren zu lassen, der Art *Torenia asiatica* als solcher zugesprochen werden muß, so läßt sich doch nicht verkennen, daß individuelle Unterschiede vorhanden sind. Auch ich habe bei manchen Kulturen unter Hunderten von Blättern, die alle unter gleichen Bedingungen standen, nur zwei oder drei gefunden, die spreitenständige Adventivsprosse bildeten; alle anderen regenerierten aus der Blattstielbasis, während es gewöhnlich eben umgekehrt ist. Woran das lag, soll an dieser Stelle nicht untersucht, ebensowenig ausführlich auf eine Besprechung der Bedingungen eingegangen werden, die die Sproßbildung auf der Spreite beeinflussen und beherrschen.

In der Mehrzahl der Fälle verläuft jedenfalls die Regeneration in der früher geschilderten Weise; erst bewurzelt sich der Stiel, und dann treten in verschiedener Anzahl Sprosse auf, von denen sich aber, auch wenn 20 bis 30 oder noch mehr auf dem Blatte angelegt worden waren, immer nur einige wenige oder überhaupt nur ein einziger kräftig weiter entwickelt. Besonders häufig sind

darin die der Stielbasis am nächsten stehenden Anlagen bevorzugt, doch kommt es auch oft genug vor, daß ohne weiteren Eingriff von außen einer der in der Mitte oder in der oberen Hälfte der Spreite über deren Mittelnerv entstandenen Sprosse die Oberhand erhält. Ist das der Fall, so läßt es sich leicht durch Unterdrücken aller anderen Triebe erreichen, daß irgend ein Punkt der Lamina zur Basis des kräftigsten Sprosses wird, und man kann damit nicht allein den Blattstiel, sondern auch noch ein beliebig langes Stück der Blattfläche so in das Verzweigungssystem einschalten, daß es als basales Achsenstück des Triebes funktioniert.

Das weitere Schicksal der sich auf der Blattlamina entwickelnden Triebe ist nun verschieden. Schon früher (Winkler 1903, S. 100) wurde berichtet, daß sie vielfach außerordentlich frühzeitig zur Blütenbildung schreiten, oft so rasch, daß der ganze spreitenständige Sproß nur aus einer ganz kurzen Achse mit einem Blatte und einer Blüte besteht. Das ist nun aber nicht immer der Fall. Unter gewissen Bedingungen, auf deren Besprechung ich an dieser Stelle nicht näher eingehen kann, gelingt es leicht, blattständige Sprosse zu erhalten, die sehr lange vegetativ bleiben und erst blühen, wenn sie ebenso hoch und blattreich geworden sind als Pflanzen derselben Sorte, die aus Samen erzogen worden waren. Nun ist allerdings *Torenia* in allen mir bekannten Arten von verhältnismäßig bescheidenen Dimensionen, es gibt sogar Zwergrassen, die völlig unverzweigt bleiben und schon aus den Achseln des dritten oder vierten Blattpaares blühen; immerhin aber lassen sich in den meisten Fällen bei geeigneter Kultur dichtbeblätterte, buschig verzweigte Exemplare von 30—40 cm Höhe erziehen, und auch am natürlichen Standorte in Noesa kembangan waren solche nicht selten. Da es mir bei meinen Versuchen darauf ankam, möglichst lange vegetierende und kräftige Triebe auf den Blättern zu erzielen, so bedarf es kaum der Erwähnung, daß ich die Versuchsblätter immer von möglichst starken Mutterpflanzen wählte.

In der Tat blieben auch die auf den isolierten Blättern wachsenden Sprosse in gelungenen Versuchen hinsichtlich ihrer Maßverhältnisse in keiner Weise hinter den aus Samen erzogenen Exemplaren zurück. Das stärkste Individuum, das ich überhaupt erhielt, trug an Haupt- und Seitenachsen insgesamt 36 wohlausgebildete Blattpaare und viele Blüten, von denen eine große Anzahl Früchte mit zahlreichen, gut keimfähigen Samen lieferte.

So läßt sich also bei *Torenia asiatica* in der Tat das Blatt, so zart und kurzlebig es normalerweise ist, dauernd als Achsenteil verwenden derart, daß auf ihm inserierte Sprosse ihren gesamten Lebenszyklus ebensogut durchmachen können, als wenn sie im Boden wurzelten. Es ist verständlich, daß die Einschaltung um so besser gelingt, je größer der Abstand der Sproßbasis von der Spreitenspitze ist. Erwähnt sei auch noch, daß nicht selten mehr als ein Trieb sich auf der Spreite weiterentwickelt, so daß schließlich drei oder gar vier blühende und fruchtende Sprosse nebeneinander auf der Spreite des Versuchsblattes sitzen.

2. Die Veränderungen im eingeschalteten Blattstiele.

Die Ansprüche, die an die Gewebe des Blattstieles dann gestellt werden, wenn er anstatt einer einzigen Lamina ein relativ mächtiges Sproßsystem mit Dutzenden von wohlentwickelten Blättern, Blüten und Früchten zu tragen hat, sind in mehr als einer Hinsicht dem normalen Zustande gegenüber so wesentlich verändert, daß man ohne weiteres den geänderten Ansprüchen parallel gehende strukturelle Änderungen in dem Blattstiele erwarten muß. Solche sind denn auch in sehr weitgehendem Maße vorhanden. Wenn wir sie nun näher studieren wollen, so muß von vornherein darauf hingewiesen werden, daß ein eingeschaltetes Blatt, wenn es darauf untersucht werden soll, welche äußeren und inneren Veränderungen es unter dem Einfluß der Einschaltung erlitten hat, nicht allein mit einem normalen Blatt derselben Pflanze verglichen werden darf, sondern daß auch solche Blätter zum Vergleich heranzuziehen sind, deren Leben verlängert wurde, ohne daß sie als Unterlage vegetierender Sprosse zu dienen hatten. Denn an sich ist natürlich recht wohl denkbar, daß schon eine Verlängerung der Lebens- und Assimilationstätigkeit über das normale Maß hinaus gewisse strukturelle Änderungen in dem Blattstiele hervorrufen könnte. Diese hätten wir dann von den im eingeschalteten Blattstiel gefundenen Strukturänderungen abzuziehen, um herauszufinden, welche Änderungen auf die Einschaltung als solche zurückzuführen sind.

Solche Vergleichsblätter lassen sich auf zweierlei Weise erhalten. Einmal dadurch, daß man eine *Torenia* vollständig entknospt und auch die in den Blattachseln sich immer neu entwickelnden Ersatzsprosse entfernt. Auf diese Weise läßt sich der knospenlose Stock

monatelang am Leben erhalten, die Blätter bleiben frisch und sterben erst mit der ganzen Pflanze ab, ohne daß sich bemerkenswerterweise jemals auf ihnen spreitenständige Adventivsprosse bildeten. Ja, häufig ließen sich nicht einmal die ersten Ansätze zu solcher regenerativen Knospenbildung — Furchung der Epidermiszellen der Blattoberseite (Winkler 1903, S. 97) — nachweisen. Ich werde an anderer Stelle auf dieses Verhalten zurückkommen.

Die andere Methode, sproßlose Vergleichsblätter von übernormaler Lebensdauer zu erhalten, besteht darin, daß man an denjenigen Blattstecklingen, die nach Typus I regeneriert haben, die sich an der Blattbasis entwickelnden Sprosse immer abschneidet. Häufig treten dann allerdings in diesem Falle neue Adventivknospen oberhalb der früheren am Blattstiel und auf der Spreite auf, die sich wegen ihrer großen Zahl und ihrer Kleinheit nur sehr schwer alle ohne Verwundung und anderweite Schädigung des Mutterblattes entfernen lassen. Oft aber kommt es auch vor, daß das Blatt nach dem Entfernen der ersten Regenerationssprosse die Erzeugung weiterer einstellt, oder aber, daß auch die nachträglich noch entstehenden Adventivtriebe aus der Stielbasis hervorsprossen, so daß sie leicht wieder abgeschnitten werden können.

Wenn man die von dem Blatte erzeugten Sprosse nicht abschneidet, so geht, was ganz allgemein für alle Blattstecklinge gilt, das Mutterblatt sehr bald, nachdem der Adventivsproß selbständig geworden ist, zugrunde. Man kann zwar bemerkenswerterweise das Blatt auch dann noch lange lebend erhalten, wenn man seinen Sproß im Dunkeln wachsen läßt, während es selbst am Lichte belassen wird. Doch war diese Tatsache, über die anderwärts ausführlicher berichtet werden wird, bei *Torenia*, für die sie auch gilt, aus verschiedenen Gründen schwer zu benutzen, so daß ich die sproßfreien Vergleichsblätter nach einer der beiden eben geschilderten Methoden heranzog.

Wir erhalten so viererlei Arten von Blättern, deren Bau wir zu untersuchen und zu vergleichen haben: 1. das normale ausgewachsene Blatt, 2. das an entknospten Individuen sitzende Blatt von verlängerter Lebensdauer, 3. das isolierte, keine Sprosse auf der Spreite tragende Blatt und 4. das isolierte eingeschaltete Blatt.

Kny (1904, S. 373) hat, wie bereits erwähnt wurde, den Stiel des *Begonia*-Blattes, auf dem es ihm gelungen war, einen größeren Sproß zu ziehen, auch anatomisch untersucht. Er fand beim „Ver-

gleich mit Blattstielen, welche unmittelbar von einem normalen Exemplar abgetrennt waren und keine Adventivsprosse trugen, daß infolge der Entwicklung der Adventivsprosse die Leitbündel durchschnittlich sehr erheblich an Umfang zugenommen hatten. Das Kambium hatte weit über das Maß hinaus, wie es die Leitbündel im Stiel erwachsener Blätter zeigen, seine Teilungen fortgesetzt und war noch fortdauernd in Tätigkeit. Holz- und Bastteil hatten erheblich an Umfang zugenommen. Ebenso war das benachbarte Grundgewebe zu entsprechendem Wachstum und zu Teilungen angeregt worden. Von besonderem Interesse war es, daß die neuen Teilungswände zwischen benachbarten peripherischen Leitbündeln des Blattstieles vorwiegend parallel der Außenfläche des Blattstieles gerichtet waren. Es machte ganz den Eindruck, daß hiermit der Beginn der Anlegung eines interfascikularen Kambiums gegeben war, das bei weiterer ungestörter Fortbildung die peripherischen Bündel zu einem Kreise zusammengeschlossen haben würde. Bei der vorliegenden Art müßte die Anlegung eines geschlossenen Kambiumringes ein um so größeres Interesse beanspruchen, als ich ein solches in normalen, in Erde fortwachsenden Rhizomen nicht beobachten konnte. Auch die peripherischen Leitbündel fand ich hier zum größeren Teile isoliert".

Wie aus diesen Bemerkungen Knys hervorgeht, hat er das eingeschaltete Blatt nur mit einem sproßlosen, unmittelbar von der Pflanze abgetrennten verglichen und sieht in den beobachteten Strukturänderungen die Folge der Entwicklung der blattständigen Adventivsprosse. Dieser Schluß ist indessen insofern nicht ganz gerechtfertigt, als wir besonders durch die (zur Zeit der Abfassung von Knys Arbeit noch nicht erschienenen) Untersuchungen von Mathuse (1906) wissen, daß schon die bloße Stecklingskultur von Blättern in diesen manchmal ziemlich weitgehende anatomische Veränderungen hervorrufen kann, auch dann, wenn sich keine spreitenständigen Sprosse auf ihnen entwickeln. Aus diesem Grunde eben müssen wir, um eine genaue Analyse der Strukturänderungen im eingeschalteten Blattstiele und ihrer Ursachen durchführen zu können, die erwähnten vier Kategorien von Blättern miteinander vergleichen.

Mathuse selbst hat übrigens auch (a. a. O., S. 38) zwei längere Zeit eingeschaltete Blattstiele von *Begonia rex* anatomisch untersucht, fand aber nichts wesentlich anderes als Kny.

a) Der Bau des normalen Blattes und Stengels von *Torenia asiatica.*

Über die Anatomie von *Torenia* finden sich, soweit ich die Literatur übersehe, nur gelegentliche Angaben in systematisch-anatomischen Arbeiten. So hat z. B. Koch (1895, S. 99) *Torenia Fournieri* und *exappendiculata* untersucht. Als anatomische Gattungsmerkmale gibt er neben der Vierkantigkeit des Stengels das Fehlen eines spezifisch mechanischen Gewebes bei den Gefäßbündeln der Nerven an. „Das Gewebe ist in der Umgebung der Gefäßbündel nur etwas englumiger und ganz schwach verdickt; auch diese geringe Andeutung des Verstärkungsgewebes missen wir an den Seitennerven.“ Wie das bei der Mehrzahl der Scrophulariaceen der Fall ist, fehlen auch im sekundären Holz des Stengels von *Torenia* echte, d. h. aus vorwiegend parenchymatischen Zellen zusammengesetzte Markstrahlen.

Diese Charakteristik trifft in allem wesentlichen auch auf *Torenia asiatica* zu, auf deren Blatt- und Stengelanatomie wir nun etwas näher einzugehen haben. Dazu sei bemerkt, daß die anatomische Untersuchnng sowohl an Handschnitten durch frisches Material wie an Mikrotomschnitten durch fixierte Objekte vorgenommen wurde.

Fixiert wurde mit 96 proz. Alkohol oder mit Flemmingscher Lösung, gefärbt mit Saffranin. Da es mir nur auf die Zellwände, nicht auf den Zellinhalt ankam, fand ich es zweckmäßig, die Objekte vor dem Fixieren 24 Stunden in eine Chloralhydratlösung, wie sie zum Aufhellen benutzt wird (5 Teile Chloralhydrat auf 2 Teile Wasser) zu werfen. Dadurch wird der gesamte Inhalt aller Zellen bis auf das Nuklein der Kerne weggelöst, ohne daß die Zellwände in Form und Lagerung eine Änderung erlitten oder ihre Färbbarkeit beeinträchtigt würde. Natürlich müssen die Objekte nach der Chloralhydratbehandlung vor dem Fixieren mit Alkohol oder Flemmingscher Lösung — bei Anwendung dieser ist die Färbbarkeit etwas besser als bei Fixierung mit Alkohol — solange ausgewaschen werden, bis die letzte Spur des Chloralhydrates verschwunden ist, was nach wenigen Stunden der Fall ist. Öfteres Umschütteln während des Aufenthaltes der Objekte in der Chloralhydratlösung, event. Injektion unter der Luftpumpe sind unter Umständen anzuempfehlen. Wenn es sich lediglich um das Studium des Zellnetzes handelt, kann ich das

Verfahren empfehlen, besonders auch für mikrophotographische Zwecke, bei denen, wenn es sich nur um die Wiedergabe des Zellwandnetzes handelt, der Zellinhalt vermöge seiner starken Färbbarkeit oft störend wirkt.

Vor allem ist für uns natürlich der Blattstiel wichtig. Dieser ist im Querschnitt (Fig. 1) mehr oder weniger sichelförmig, so daß oberseits eine immer deutlich eingesenkte Rinne verläuft. Das parenchymatische, ziemlich großzellige Grundgewebe ist allenthalben spärlich chlorophyllhaltig und besteht aus abgerundeten Zellen, zwischen denen oft große Interzellularräume offen bleiben. Die Epidermis, deren Zellen an der Außenmembran von einer dünnen Cuticula überzogen sind, trägt zweierlei Haare: kurze Drüsenhaare, deren Stiel eine besonders schmale Epidermiszelle ist, und deren

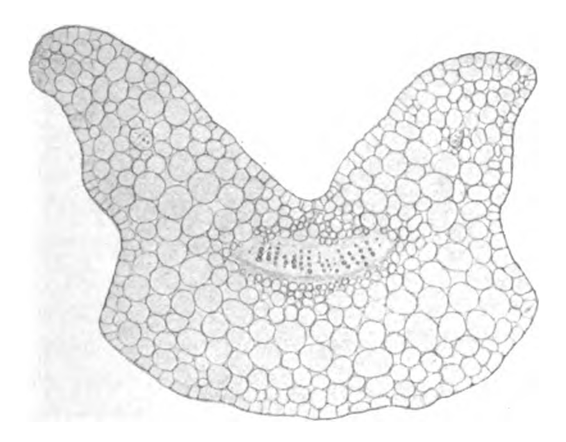


Fig. 1. Querschnitt durch einen normalen Blattstiel von *Torenia asiatica*, auf die sich auch alle folgenden Figuren beziehen.

Köpfchen aus vier gleichgroßen in einer Ebene nebeneinanderliegenden Zellen besteht, und längere ein- bis vierzellige Gliederhaare, deren Endzelle in einer Spitze endet, und um deren Fuß herum die Epidermiszellen, von oben gesehen, sternförmig angeordnet sind. Beiderlei Arten von Haaren sind indessen nicht gerade häufig, so daß ältere ausgewachsene Blätter makroskopisch fast unbehaart aussehen. Es sei gleich an dieser Stelle erwähnt, daß sich diese Haare an den ältesten eingeschalteten Blättern durchaus unverändert noch vorfanden. In das Grundgewebe eingebettet sind im normalen Blattstiel stets drei Gefäßstränge, selten fünf oder vier, von ungleicher Mächtigkeit; und zwar ist immer der mittlere

quantitativ am stärksten ausgebildet. Fig. 2 stellt ein normales mittleres, Fig. 3 ein normales seitliches Gefäßbündel dar.

Wie Fig. 2 zeigt, wiederholt das Hauptbündel im Querschnitt die Sichelform des Stielquerschnittes; es verläuft immer in flachem nach oben offenem Bogen und ist umgeben von Grundgewebszellen, die sich nur durch etwas geringere Größe von den anderen Parenchymzellen des Stieles unterscheiden. Es besteht durchschnittlich aus etwa 12—16 Gefäßreihen mit je 1—4 Spiralgefäßen, von denen fast stets das äußerste, also das dem Phloem am nächsten liegende das weiteste Lumen besitzt. Getrennt sind die Gefäß-

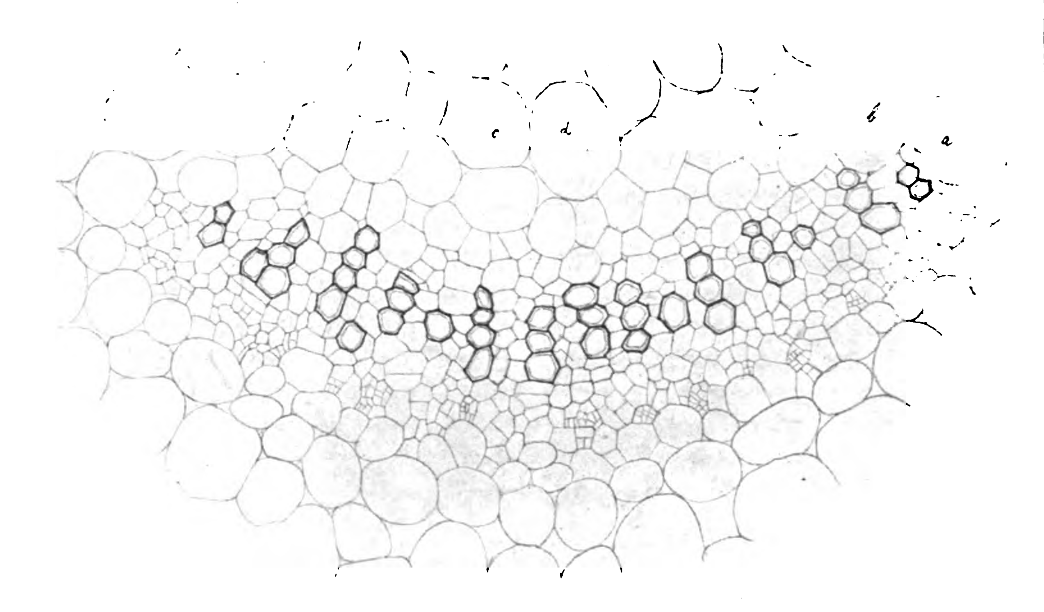


Fig. 2. Querschnitt durch das Hauptgefäßbündel eines normalen Blattstieles.

reihen durch dünnwandige, unverholzte, parenchymatische Elemente. Das Kambium, das bei *Torenia* wie bei fast allen Gewächsen mit einjährigen Blättern, im Blattstiel nur transitorisch tätig ist, ist im ausgebildeten Blatt erloschen und nicht mehr nachweisbar. Das Phloem unterlagert das Xylem in seiner ganzen Ausdehnung, seine Zellen zeichnen sich durch ihren sehr kleinen Querschnitt aus. Das Bündel besitzt also alles in allem den durchaus normalen, typischen, ausgesprochen dorsiventralen Bau eines kollateralen Gefäßbündels.

Die beiden viel kleineren seitlichen Bündel (Fig. 3) sind ebenso gebaut. Ihre quantitative Ausbildung schwankt zwar im allgemeinen von Individuum zu Individuum etwas mehr als die des Hauptbündels, aber mehr als 4—5 Gefäßreihen führen sie normalerweise niemals. Auch bei ihnen schließt sich der Siebteil unmittelbar unterseits an den Gefäßteil an. Der ganze Querschnitt eines solchen Bündels pflegt nicht mehr Raum einzunehmen als der einer benachbarten kleineren Grundgewebezelle.

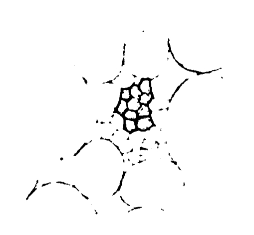


Fig. 3.
Normales seitlich. Stielbündel.

Der normale, wie das Blatt behaarte Stengel ist vierkantig und fast quadratisch im Querschnitt; die vier Kanten sind in kurze Flügel ausgezogen, innerhalb deren je ein Strang von Hartbastgewebe verläuft. Die Hauptfläche des Querschnittes wird von dem lockeren Markgewebe in Anspruch genommen, dessen Zellen, ohne sekundäre Änderungen zu erfahren, zeitlebens persistieren. Im jugendlichen, noch nicht sekundär in die Dicke gewachsenen Stengel liegen an der Grenze zwischen Mark und Rinde sechs isoliert verlaufende Gefäßstränge, von denen zwei deutlich kleiner sind als die vier anderen. Die vier Hauptstränge finden sich in den Ecken des Stengels, sind also den Flügeln vorgelagert, die beiden anderen verlaufen zwischen je zwei eckenständigen Bündeln in der Mitte zweier einander gegenüberliegender Flanken. Der Bau der Bündel, deren Xylemteil natürlich nach innen zu gelegen ist, ist der gleiche wie der der Blattstielbündel, der eben geschildert wurde, nur ist natürlich zwischen Xylem und Phloem das Kambium stets deutlich erkennbar. Die Entstehung des Interfaszikular-Kambiums bietet nichts Bemerkenswertes. Durch das sekundäre Dickenwachstum entsteht ein rings geschlossener Holzkörper von nie sehr großer Mächtigkeit, in dem die sechs primären Gefäßbündel stets leicht erkennbar bleiben; da, wo sie an dem Holzzylinder innen ansitzen, findet vor allem auch die sekundäre Gefäßbildung statt, und zwar derart, daß die neuen Gefäßreihen unmittelbar die primären radial fortsetzen. Doch kann die zwischen den primären Bündeln eingeschaltete Holzpartie, die der Tätigkeit des Interfaszikular-Kambiums seine Entstehung verdankt, nicht als völlig gefäßfrei, sondern nur als ziemlich gefäßarm bezeichnet werden im Vergleich zu dem Faszikularholze. Die sekundären Gefäße sind verhältnismäßig lang-

gliedrige Tüpfelgefäße ohne Hoftüpfelung und mit einfacher Perforation. Die sonstigen Elemente des sekundären Zuwachses sind einfach getüpfelte Holzprosenchymzellen. Markstrahlen fehlen, wie bereits erwähnt.

b) Der Bau der Blätter entknospter Individuen.

Vergleichen wir nun mit diesem Bau der normalen Pflanze den eines vor längerer Zeit entknospten Individuums, so finden wir im allgemeinen nur unwesentliche Unterschiede, selbst wenn wir entknospte Stöcke untersuchen, die sehr alt und an der Grenze ihrer Lebensfähigkeit angelangt sind. Die Entknospung darf übrigens nicht nur einmal geschehen, sondern muß fast täglich wiederholt werden, da an den Wundstellen in den Blattachseln immer neue, rasch wachsende Ersatzsprosse aufgehen. Äußerlich zeigt sich der Erfolg der fortgesetzten Entknospung darin, daß alle Teile der Pflanze lebhafter ergrünen und die Blätter etwas an Größe und nicht unerheblich an Dicke zunehmen. Sie, die normal bekanntlich sehr dünn und zart sind, werden fast fleischig und bekommen eine spröde, brüchige Konsistenz. Auch beim Blattstiel und beim Stengel, bei letzterem allerdings in beschränktem Maße, läßt sich diese Neigung zum Fleischigwerden beobachten.

Diese Annäherung an die Sukkulenz ist nun, wie die mikroskopische Untersuchung ergibt, in der Hauptsache kein unter kambialer Zellvermehrung vor sich gehender Wachstumsprozeß, sondern beruht im wesentlichen auf einer Volumenzunahme der vorhandenen Elemente. Allerdings ist auch eine geringe Zellvermehrung zu konstatieren, die vor allem einzelne Zellen des Grundgewebes ergreift. Diese sind, wie begreiflicherweise die ganze entknospte Pflanze, dicht mit Nährstoffen, vor allem Stärke angefüllt. Sie haben also als Speichergewebe zu funktionieren, und die — übrigens immer nur unerhebliche — Vermehrung ihrer Zahl dürfte ähnlich zu verstehen sein, wie die von Vöchting (1899) beobachtete Vermehrung der parenchymatischen Elemente von Knollenpflanzen da, wo eine abnorme Stoffstauung stattfand. Ferner erfahren auch die Gefäßbündel eine geringfügige Veränderung; die Zahl der Gefäßreihen wird zwar nicht vermehrt, aber die Zahl der in einer Reihe hintereinander liegenden Gefäße hat etwas zugenommen: anstatt ihrer vier bis höchstens fünf sind ihrer sechs bis zehn vorhanden.

Im Stengel ist der sekundär gebildete Zuwachs nur sehr gering, höchstens zwei bis drei Zelllagen breit, und sehr gefäßarm. Die

Elemente des Markes und der Rinde haben eine Volumenvergrößerung erfahren und sind reich an Stärke.

Wir sehen also, daß die verlängerte Lebensdauer der Blätter unter Bedingungen, wie sie an entknospten Individuen realisiert sind, gewisse sekundäre Änderungen hervorrufen kann, die indessen wenig einschneidend sind und im wesentlichen neben der Volumenvergrößerung der parenchymatischen Blattstielzellen in einer mäßigen Vermehrung der Gefäße und Parenchymzellen bestehen. Weitergehend sind die Strukturänderungen, die an isolierten bewurzelten, aber sproßlosen Blättern auftreten; doch behandeln wir diese aus praktischen Gründen besser erst, nachdem wir den Bau des eingeschalteten Blattes dargelegt haben.

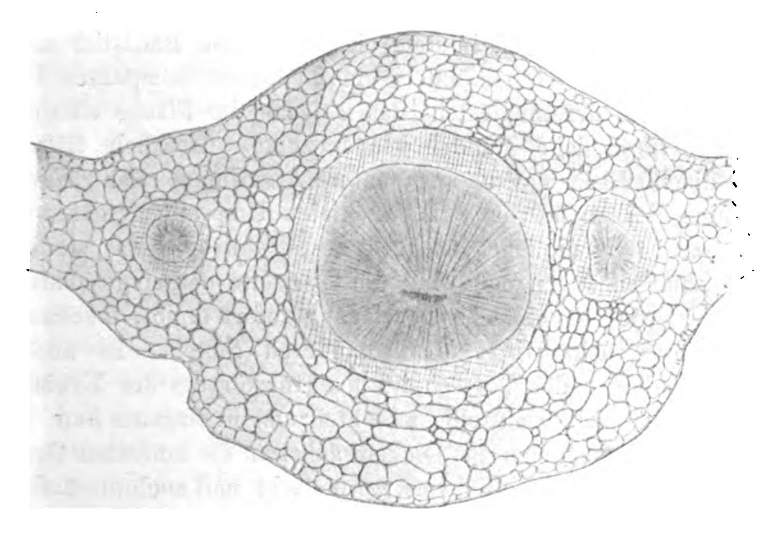


Fig. 4. Querschnitt durch einen längere Zeit eingeschalteten Blattstiel.

c) Der Bau des eingeschalteten Blattes.

Wenn wir den Querschnitt durch den Stiel eines vor längerer Zeit eingeschalteten Blattes, das einem größeren Sproßsystem als Basis gedient hat, betrachten, so tritt uns ein Bild entgegen, das von dem Querschnittbilde eines normalen Blattstieles so sehr verschieden ist, das man das Auseinanderhervorgehen des einen aus dem anderen zunächst nicht für sehr wahrscheinlich halten wird (vgl. Fig. 1, S. 25 und obenstehende Fig. 4). Und doch läßt es sich schrittweise verfolgen, wie aus dem zarten dorsiventralen Blattstiel, der sein Dickenwachstum und seine anatomische Differenzierung

überhaupt schon längst abgeschlossen hatte, unter dem Einfluß der Einschaltung nach und nach ein kräftiges radiäres Organ wird, das mit einem eigenen, normal tätigen Kambiumring in die Dicke wächst, so daß in der Tat der Blattstiel zum Stengel geworden ist. Bei der Vergleichung der Figuren 1 und 4 ist zu beachten, daß Fig. 1 etwa 3—4 mal stärker vergrößert ist als Fig. 4; die im Zentrum der letzteren Figur durch ihre dunklere Färbung noch erkennbaren primären Gefäße ermöglichen aber leicht die Abschätzung der wirklichen Größenverhältnisse. Die beiden Blätter, von deren Stielen die beiden Figuren Querschnittsbilder wiedergeben, standen ursprünglich einander in einem Quirl an derselben Pflanze gegenüber; das Blatt der Fig. 1 wurde an dem Tage fixiert, an dem der Einschaltungsversuch mit dem Blatte der Fig. 4 begann.

Wie Fig. 4 zeigt, ist in dem eingeschalteten Blattstiel an die Stelle des mittleren Gefäßbündels ein mächtiger kompakter Holzkörper getreten, der mindestens das 20fache der Fläche einnimmt, die das ursprüngliche Bündel beanspruchte. Deutlich tritt am Objekt die hier schematisch angedeutete Anordnung aller Elemente in radialen Reihen hervor, dem kambialen Ursprung gemäß. Der Holzkörper ist im vorliegenden Falle etwas epitroph, was vielleicht damit zusammenhängen mag, daß die Oberseite des eingeschalteten Blattstieles, wie eine einfache Überlegung sofort ergibt, mechanisch stärker beansprucht wird als die anderen Seiten. In anderen Fällen ist indessen der Querschnitt des Holzkörpers der Kreisform mehr genähert. Ein kleinzelliger Siebteil umgibt ringsum den Holzkörper, durch dessen enormes Dickenwachstum die innersten Grundgewebezellen des Stielparenchyms zerquetscht und auch die äußeren breitgezogen und zu Teilungen veranlaßt wurden. Es resultiert daraus eine zentrale Auftreibung des Blattstieles, so daß an die Stelle der normal an der Stieloberseite verlaufenden Rinne eine Hervorwölbung getreten ist. Auch die seitlichen Gefäßbündel sind zu radiären, selbständig in die Dicke wachsenden Organen geworden, eine Erscheinung, die stets dann zu beobachten ist, wenn auch die seitlichen Bündel direkt wachsende Sprosse zu versorgen haben.

In der Art seines Wachstums und der Anordnung und Qualität seiner Elemente gleicht der sekundäre Holzkörper des eingeschalteten Blattes durchaus dem eines normalen Stengels. Nur ist er kompakter, da das große zentrale Mark natürlich fehlt, und es ist bemerkenswert, daß bei der Anlage des Kambiumringes und der ersten Entstehung sekundärer Elemente im Zentrum des neuen

Ringes nicht etwa einige der dort gelegenen Parenchymzellen ausgespart werden, um als Markzellen zu funktionieren. Das Mark spielt also offenbar im Haushalt unserer *Torenia* keine wesentliche, unentbehrliche Rolle; seine Funktion kann wohl ohne weiteres von dem Rindenparenchym übernommen werden.

Ein weiterer, aber nur quantitativer Unterschied des Blattstielholzes gegenüber dem Stengelholze ist der, daß es in allen Fällen erheblich breiter im Querschnitt ist als das letztere. Vergleicht man den Querschnitt des eingeschalteten Blattstieles mit dem des Sprosses, den er trägt, wobei man natürlich den Querschnitt durch den letzteren möglichst nahe über seiner Insertion auf der Spreite zu nehmen hat, so findet man, daß die Zahl der Elemente, die von je einer Kambiumzelle nach innen zu abgegeben worden sind, im Stiel immer viel größer ist als im Stengel, obwohl die Ansprüche an beide fast gleich sein dürften. Diese auf den ersten Blick überraschende Tatsache wird leicht verständlich, wenn man sich überlegt, daß der Kambiumring des Stengels von Anfang an eine erheblich größere Peripherie besitzt als der im Blattstiel sich neu bildende. Wenn er sich also allseitig um eine Zelllage verdickt, so sind damit viel mehr Elemente entstanden, als wenn sich der viel kleinere Stielkambiumring um eine Zelllage verstärkt. Der letztere wird also, besonders in den Anfängen seiner Tätigkeit, sich öfters teilen müssen, um in derselben Zeit dieselbe Anzahl von Elementen liefern zu können als das Stengelkambium. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß außerdem bei dem auffallend massigen Dickenwachstum des Blattstielholzkörpers die mechanische Beanspruchung eine Rolle spielt, für die im Stengel zum Teil die vier in den Flügeln verlaufenden Hartbaststränge mit aufkommen, die im Stiel von vornherein fehlen, und die begreiflicherweise in ihm auch nicht etwa nachträglich entstehen.

Histologisch ist der Holzkörper des Stieles im wesentlichen ebenso zusammengesetzt wie der des Stengels. Markstrahlzellen fehlen auch in ihm. Die Hauptmasse des Holzes besteht aus Holzprosenchym, dessen Zellen einfach getüpfelt sind, und in das zahlreiche Tüpfelgefäße mit einfacher Perforation eingebettet sind. In allen wesentlichen Punkten gleichen sowohl die Holzprosenchymzellen als die Gefäße des Stielholzes den entsprechenden Elementen des normalen Stengels; aber in einem Punkte unterscheiden sie sich stets von diesen: alle Elemente des sekundären Blattstielholzes sind erheblich kürzer als die des normalen

Stengelholzes. So kurzgliedrige Gefäße, wie sie ausnahmslos im eingeschalteten Blatte vorkommen, sind der normalen Pflanze fremd.

Es ist unschwer einzusehen, warum das so ist und so sein muß. Alle sekundären Holzzellen des eingeschalteten Blattstückes gehen ja aus Kambiumzellen hervor, die nachträglich aus parenchymatischen Grundgewebezellen entstanden sind, deren Längenwachstum längst abgeschlossen war. Die Kambiumzellen werden demgemäß die Länge erhalten, die die Grundgewebezellen des Stieles besaßen, und sie werden diese auch beibehalten müssen, da eine nachträgliche Längsstreckung ausgeschlossen ist. Und damit ist auch für ihre Tochterzellen die maximale Länge festgelegt; jedes Element ist und bleibt höchstens so lang, wie die primären Parenchymzellen waren, aus denen es hervorgegangen ist. Nun sind die Parenchymzellen des Blattstielgewebes immer kürzer als die relativ langen Kambiumzellen des Stengels, und so erklärt sich der zuerst auffallende Unterschied zwischen den kurzgliedrigen Gefäßen des Stielholzes und den langgliedrigen des Stengelholzes in sehr einfacher Weise.

Der Weichbast des eingeschalteten Blattes bietet nichts besonders bemerkenswertes.

Was im vorhergehenden vom Blattstiele gesagt ist, gilt natürlich genau ebenso für die eingeschalteten Teile der Blattspreite und für die kräftigeren Verzweigungen des Hauptnerven, sofern über ihnen Sprosse zur Entwicklung kommen. Ziemlich häufig kommt es vor, daß mehrere Sprosse auf demselben Blatte über verschiedenen Nerven entstehen. Jeder von ihnen entwickelt sich dann selbständig, wie z. B. nebenstehende Figur 5 zeigt. Der hier abgebildete Querschnitt ist durch die Blattspreite geführt an einem Punkte kurz oberhalb der Vereinigung eines der stärkeren Seitennerven mit dem Hauptnerven. Über beiden waren Sprosse zur Entwicklung gekommen, und beide sind zu selbständigen, radiären, mit eigenem Kambium in die Dicke wachsenden Stammträgern geworden. Weiter unterhalb aber vereinigen sie sich natürlich, wie die ursprünglichen Blattnerven, und da ist auch von vornherein für die beiden Nerven ein gemeinsames Kambium entstanden. Da nun aber weiter oben jeder Nerv sich selbständig und völlig unabhängig von dem anderen verdickt, so ist es klar, daß die beiden Holzkörper von einem gewissen Zeitpunkte an sich gegenseitig bei dem weiteren Dickenwachstum hindern müssen. Wir können hier somit innerhalb ein und desselben Organes Erscheinungen beobachten, wie sie sonst nur bei Stamm- und Wurzelverwachsungen vorkommen (vgl. Küster, 1899).

Die zu beobachtenden Störungen entsprechen in der Tat im allgemeinen den von Küster a. a. O. geschilderten. Dabei ist bemerkenswert, daß sie sich schon geltend machen, lange ehe eine eigentliche Berührung der beiden Kambien resp. der diesen vorgelagerten Siebteile erfolgt. Schon an dem in Fig. 5 dargestellten Querschnitt ist zu erkennen, daß die beiden Holzkörper aufeinander einzuwirken beginnen. Der seitliche ist deutlich oval im Umriß, und zwar so, daß seine längere Achse senkrecht zur Druckrichtung steht, und auch an dem größeren, aus dem mittleren Bündel der

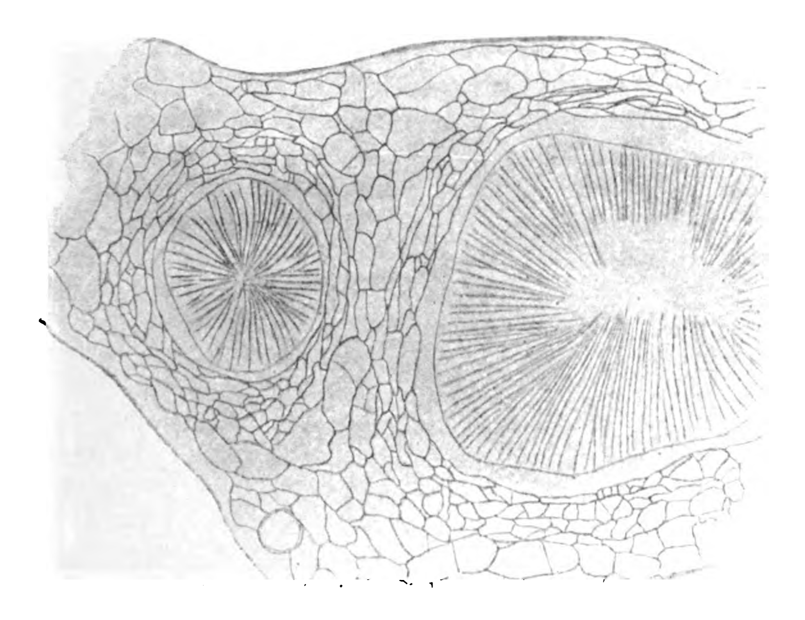


Fig. 5. Erklärung im Text.

Spreite entstandenen Holzkörper zeigt es sich, daß die in der Druckrichtung liegenden Kambiumzellen weniger intensiv gearbeitet haben als die oberen und unteren. Die Hauptentwicklung wird nach oben und unten seitlich von der Druckrichtung abgelenkt. Weiter nach unten gelegene Querschnitte lassen diese Erscheinung noch sehr viel deutlicher hervortreten, die beiden Holzkörper platten sich geradezu im Sinne der Druckrichtung ab. Außerdem verlaufen dann die radialen Reihen, die zu den Berührungsflächen hinführen, nicht mehr gerade, sondern sie werden nach rechts und links seitlich abgebogen, und auch ihre Elemente werden mehr oder weniger aus

der vertikalen in schräge oder gar horizontale Lage gepreßt. Die zwischen den beiden Kambien liegenden Grundgewebezellen des Blattstieles werden dabei zunächst sehr in die Breite gezogen und endlich zerquetscht; sie bleiben aber unverholzt und erhalten auch nicht irgendwelche Aussteifungen oder Wandverdickungen, trotzdem sie unter dem Einfluß eines zweifellos sehr starken Druckes stehen.

Soviel über den fertigen Bau des eingeschalteten Blattstieles. Der Grad der Umwandlung, die er erfährt, und die Intensität des Dickenwachstums seines Kambiums stehen begreiflicherweise in direkter Korrelation zu der Größe des Sprosses, den er trägt. Es fragt

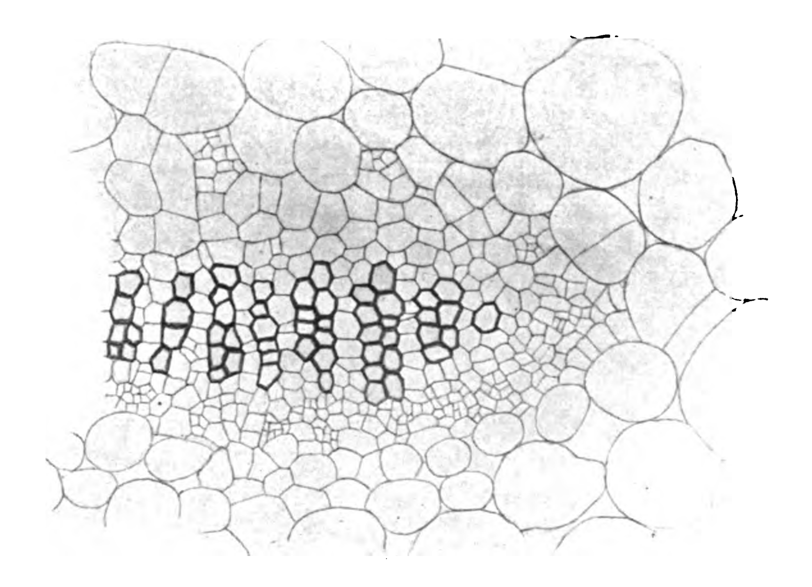


Fig. 6. Erklärung im Text.

sich nun, wie der Übergang vom Blattstielbau zum Stengelbau sich entwicklungsgeschichtlich vollzieht.

Der erste Anfang besteht immer darin, daß zunächst das Faszikular-Kambium zwischen Xylem und Phloem des Gefäßbündels wieder auftritt und den primären Gefäß- und Siebteil verstärkt. Wie wir gesehen haben, war das in beschränktem Maße auch bei sproßlosen Blättern entknospter Individuen der Fall. Aber bei denen blieb es dabei, während in dem eingeschalteten Blatte nun erst die Hauptvorgänge einsetzen, die dazu führen, den nur einen kleinen Teil eines Kreisausschnittes darstellenden Kambiumbogen des

Bündels zu einem geschlossenen Ringe zu ergänzen. Es geschieht das dadurch, daß die seitlich und oberhalb des Gefäßbündels liegenden Grundgewebezellen zur Gewebebildung herangezogen werden. Doch pflegt der Prozeß nicht gleichzeitig in allen den Parenchymzellen einzusetzen, die an der Konstituierung des neuen Kambiums beteiligt werden; es wird also nicht etwa sofort der ganze lückenlos geschlossene Ring erzeugt. Sondern nacheinander wird Zelle für Zelle von dem Teilungsprozeß ergriffen, soweit sie eben so gelegen ist, daß sie zur Kambiumbildung mit benutzt werden

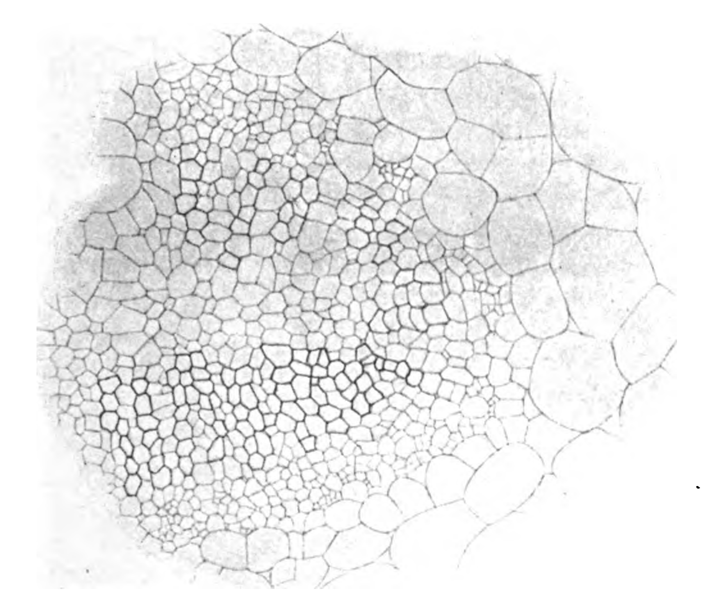


Fig. 7. Erklärung im Text.

muß. Die unmittelbar benachbarten, aber außerhalb der neuen Kambiumlinie gelegenen Zellen bleiben unverändert, oder erfahren wenigstens meist nur passive Änderungen. Bei dieser allmählichen Konstituierung des Kambiumringes lassen sich im großen und ganzen zwei Haupttypen unterscheiden, je nachdem — was entschieden der häufigere Fall ist — die Umwandlung der Grundgewebezellen von den Flanken des primären Bündels her beginnt und von da aus sich immer weiter nach oben fortsetzt, bis die dergestalt von der Umwandlung ergriffenen Zellenzüge sich in der Mitte treffen, oder

aber von vornherein in der Mitte über dem primären Gefäßbündel einsetzt und von da aus nach dessen Flanken hin fortschreitet.

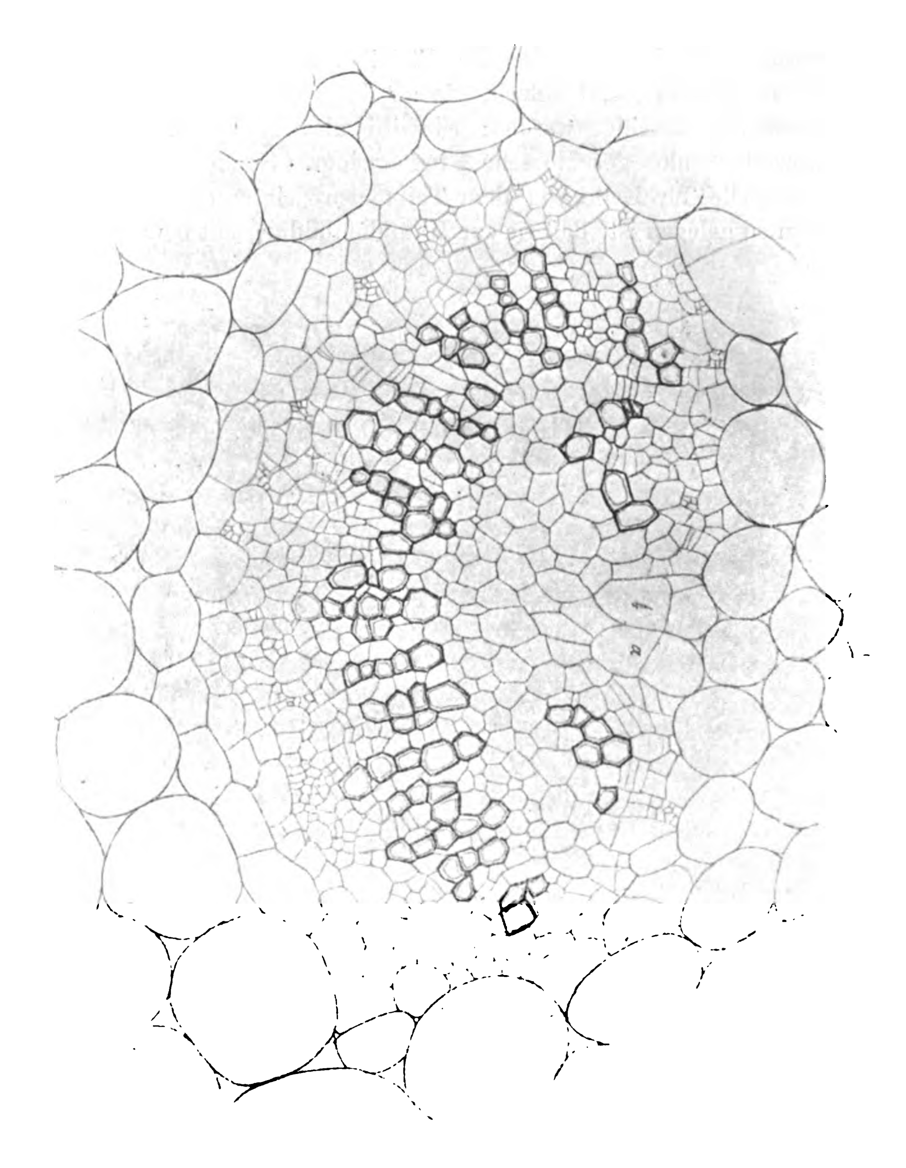


Fig. 8. Erklärung im Text.

Der erstere Modus wird vor allem durch die Figuren 7 (S. 35), 8 (S. 36), 9 (S. 37) illustriert, der zweite durch die Figuren 10 (S. 38) und 11 (S. 39). Einen Übergang zwischen beiden zeigt Fig. 6 (S. 34).

Wie besonders deutlich aus Fig. 6 hervorgeht, die ebenso wie Fig. 7 die linke Flanke eines in Umwandlung begriffenen Bündels darstellt, hat sich aus den unmittelbar an die äußersten Gefäßreihen angrenzenden Parenchymzellen, die also etwa den mit *a* und *b* bezeichneten Zellen in Fig. 2 entsprechen dürften, ein kleinzelliges Phloemgewebe gebildet, und auch die nächstbenachbarten, nach oben seitlich anschließenden Zellen haben schon eine Querteilung erfahren. Etwas weiter vorgeschritten ist das in Fig. 8 abgezeichnete Stadium.

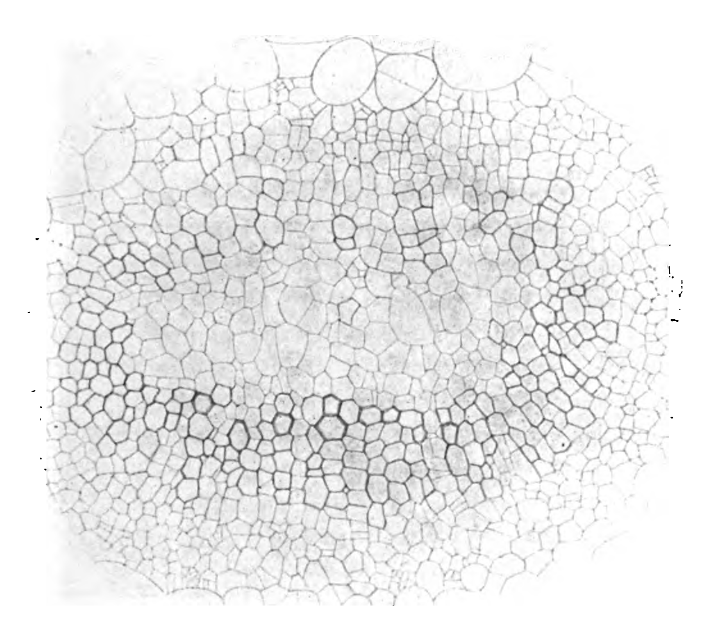


Fig. 9. Erklärung im Text.

Hier sind schon Kambiumzellen und Holzelemente auf der Oberseite des primären Bündels entstanden. Der Ring ist fast geschlossen, nur die Zellen *a* und *b*, die zu seiner Vervollständigung noch fehlen, befinden sich erst in den ersten Anfängen der Umgestaltung. Doch ist der Gang der Weiterentwicklung schon deutlich vorgezeichnet und aus der Figur ablesbar. Ähnlich, aber noch etwas weiter vorgeschritten, ist das in Fig. 7 (S. 35) wiedergegebene Stadium; die Kambiumzellen haben hier auch oberseits schon lange Reihen von Tochterprodukten geliefert, ohne daß aber der Ring schon völlig geschlossen wäre. Dabei hat, wie die Figur

zeigt, auch das Faszikular-Kambium lebhaft gearbeitet, und zwar offensichtlich in annähernd gleichem Tempo wie der obere Bogen. In Fig. 9 (S. 37) endlich ist der Ring gänzlich geschlossen und ringsherum in normaler Tätigkeit. Von diesem Stadium aus ist es, ohne daß es nötig wäre, weitere Zwischenstufen abzubilden, ohne weiteres ersichtlich, wie die Weiterentwicklung bis zu dem kompakten Holzkörper der Figuren 4 (S. 29) und 5 (S. 33) vor sich geht.

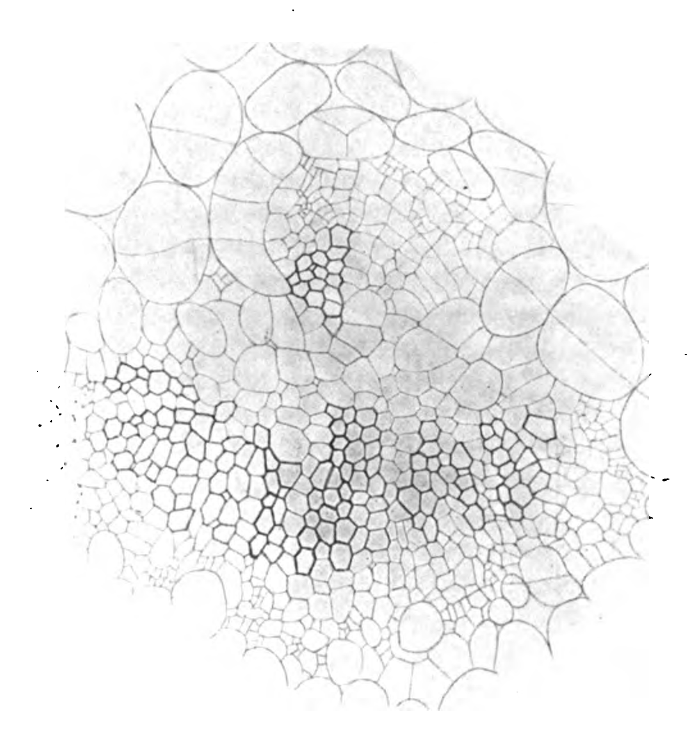


Fig. 10. Erklärung im Text.

In allem Wesentlichen ebenso, nur in umgekehrter Reihenfolge, verläuft der Prozeß, wenn er nicht an den Flanken, sondern über der Mitte des primären Gefäßbündels einsetzt. Das geht unmittelbar aus den Figuren 10 und 11 hervor. Hier haben sich die etwa den Zellen *c* und *d* in Fig. 2 entsprechenden Parenchymelemente zuerst geteilt und einen kleinen, im Vergleich zu dem darunter gelegenen Faszikular-Kambium umgekehrt orientierten Kambiumbogen geliefert, der schon einen kleinen Holzkörper gebildet hat. Aus

den Teilungen der angrenzenden Zellen, die den neugebildeten Komplex mit den Flanken des primären Bündels verbinden, läßt sich entnehmen, daß und wie auch hier der Ring noch geschlossen werden wird.

Worauf es beruht, daß das eine Mal dieser, das andere Mal jener Modus der Kambiumbildung eingehalten wird, läßt sich schwer entscheiden. Vermutlich hängt es mit der Insertion der spreitenständigen Sprosse zusammen, die ja von Fall zu Fall verschieden ist. Ist sie genau zentral über dem Nerven, dann wird man erwarten können, daß die Kambiumbildung über der Mitte des Bündels beginnt; ist sie, was naturgemäß häufiger sein wird, mehr seitlich

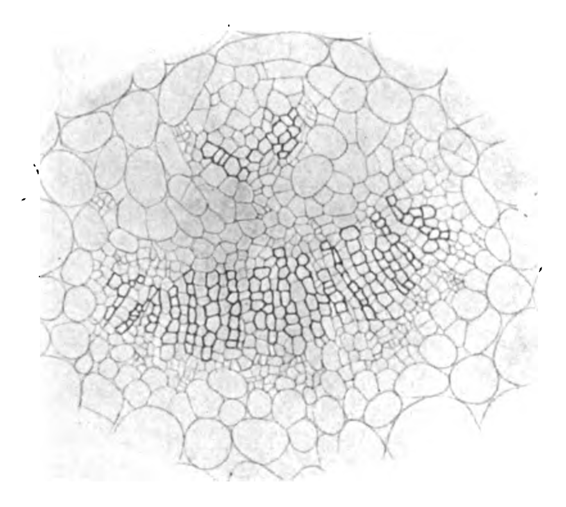


Fig. 11. Erklärung im Text.

verschoben, so wird der andere Modus eintreten. Da sich ein genauer Einblick in die hierfür maßgebenden Faktoren kaum gewinnen läßt, bleibt das reine Vermutung. Jedenfalls ist die offenbar sehr plastische Pflanze nicht an ein starres Schema gebunden.

Diejenigen Parenchymzellen, die auf Grund ihrer Lage zu der Kambiumbildung herangezogen werden, beginnen ihre Entwicklung fast stets mit der Bildung einer Wand, die parallel dem späteren Kambium verläuft. Die folgenden Teilungen sind ziemlich regellos und erfolgen so lange und so oft, bis die Zellen die Größe normaler Kambiumzellen erreicht haben. Querteilungen, senkrecht zur Längsachse des Blattstieles, kommen natürlich kaum vor, um so weniger,

als ja im Holze, wie schon erwähnt wurde, parenchymatische oder radial gestreckte Elemente fehlen.

Häufig werden, was ja bei ihrer Lage verständlich ist, die unmittelbar über der mittleren Einsenkung des Gefäßbündelbogens gelegenen Grundgewebezellen nicht mit zur Bildung des Holzkörpers verbraucht. Sie können dann mehr oder weniger regellose spärliche Teilungen erfahren, so daß später im Zentrum des Holzes ein Zellkomplex liegt, der hinsichtlich der Querschnittsgröße seiner Elemente etwa in der Mitte steht zwischen den Holzzellen und dem ursprünglichen Stielparenchym. Es kommt aber auch vor, daß die eine oder andere von ihnen gänzlich ungeteilt bleibt oder nur eine

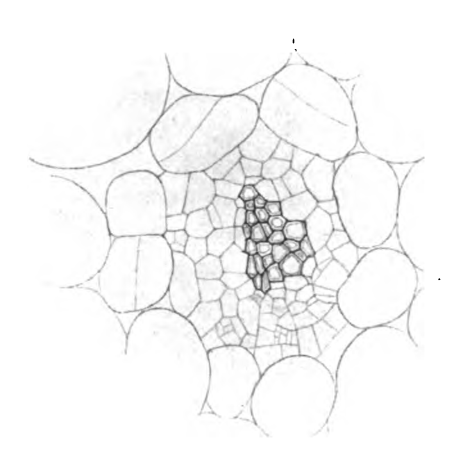


Fig. 12. Erklärung im Text.

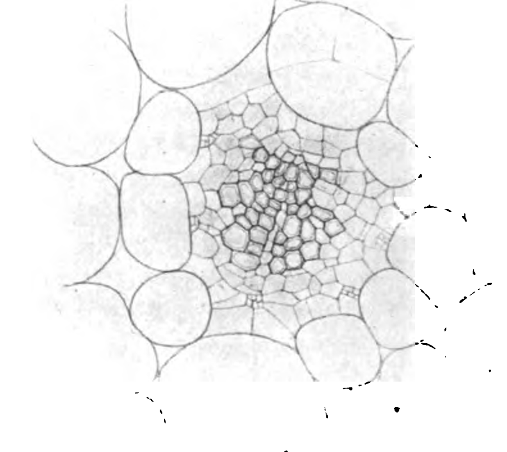


Fig. 13. Erklärung im Text.

Teilung erfährt. Solche Zellen können bis zuletzt ihren lebenden Protoplasmainhalt behalten, sind aber immer inhaltsarm. —

Es wurde schon gelegentlich darauf hingewiesen, daß auch die seitlichen kleinen Gefäßbündel des Blattstieles wie auch kleinere Nerven dritter Ordnung innerhalb der Blattspreite die Metamorphose zum radiären stengelartigen Bau durchmachen können. Auch bei ihnen ist der entwicklungsgeschichtliche Verlauf im wesentlichen derselbe wie bei dem großen zentralen Bündel, es werden also auch die benachbarten Parenchymzellen für die Ergänzung zum geschlossenen Kambiumring mitbenutzt.

Die Fig. 3 (S. 27) zeigt den sehr einfachen Bau eines normalen seitlichen Blattstielgefäßbündels mittlerer Größe. Wie schon

früher erwähnt wurde, sind die Dimensionen dieser seitlichen Bündel einigermaßen individuellen Schwankungen unterworfen, doch sind solche, die ärmer oder reicher an Gefäßen sind als das in Fig. 3 dargestellte, im allgemeinen nicht häufig, so daß unsere Figur etwa das durchschnittliche Verhalten wiedergibt, so wie es früher kurz geschildert wurde.

Die Hauptstadien der Entwicklung eines solchen kleinen Bündels zum radiären in die Dicke wachsenden Organ geben die Textfiguren 12, 13 und 14 wieder. Nach der vorhergehenden ausführlichen Schilderung des Entwicklungsganges bei dem großen Bündel brauchen wir sie nicht eingehend zu erläutern, sie erklären sich selbst. Es sei nur hinzugefügt, daß die quantitative Entwicklung dieser aus seitlichen Bündeln hervorgegangenen Holzkörper in allen beobachteten Fällen hinter der zurückblieb, die das Umwandlungsprodukt des mittleren Bündels erfuhr. Es entsprach das der geringeren Stärke der zu ihnen gehörigen und von ihnen zu versorgenden Sprosse.

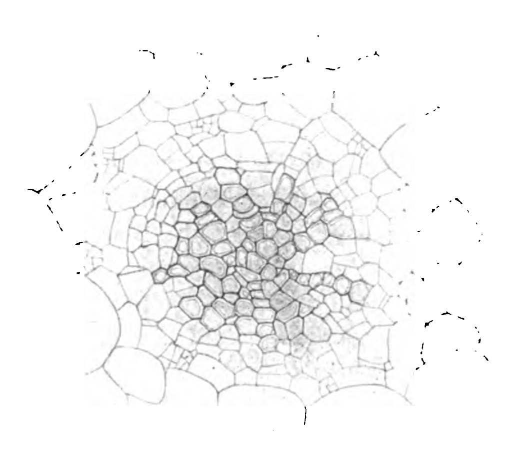


Fig. 14. Erklärung im Text.

Zweifellos beruht diese geringe Ausbildung nicht etwa darauf, daß sie überhaupt nicht zu stärkerer Entwicklung fähig sind, sondern auf korrelativen hemmenden Wechselwirkungen zwischen den oft sehr zahlreichen, sich auf einer Blattspreite entwickelnden Trieben, auf die schon früher hingewiesen wurde (Winkler 1903, S. 98). Die kräftige Ausbildung eines der blattbürtigen Regenerativsprosse hat gewöhnlich die Unterdrückung oder Entwicklungssistierung der anderen zur Folge, und es ist nicht verwunderlich, daß die übrigen dem Hauptnerven entstammenden Sprosse infolge der von vornherein reichlicheren Versorgung mit Wasser und Nährsalzen die Oberhand über die auf Nerven höherer Ordnung angelegten erhalten. Doch können sich auch gelegentlich mehrere Sprosse gleichzeitig und annähernd gleich stark entwickeln. Durch rechtzeitige Unterdrückung

aller anderen Triebe dürfte es übrigens leicht gelingen, auch einen über einem der kleinsten Nerven angelegten Sproß zur alleinigen und kräftigen Entwicklung zu veranlassen, und damit auch das ihn versorgende Gefäßbündel.

Endlich sei noch erwähnt, daß in manchen der außerhalb des neuen Kambiums gelegenen primären Grundgewebezellen die Zellwand nachträglich eine sekundäre netzförmige Wandverdickung erhält, sodaß tracheidenähnliche Gebilde entstehen, wie sie in der normalen Pflanze sich nie finden. Diese Netzzellen sind aber stets isoliert in unverändertes Grundparenchym eingebettet, schließen sich also nicht etwa zu longitudinal verlaufenden Strängen aneinander. Über ihre Funktion (Wasserspeicherung?) vermag ich nichts anzugeben. Mathuse (1906, S. 41) beobachtete Ähnliches in Blattstecklingen z. B. von *Fuchsia hybrida.*

d) Der Bau isolierter, bewurzelter, sproßloser Blätter.

Wenn wir nun schließlich mit dieser sehr weitgehenden Umgestaltung des eingeschalteten Blattstieles diejenige vergleichen, die in isolierten bewurzelten, aber keine Sprosse auf ihrer Spreite tragenden Blättern zu beobachten sind, so können wir uns nach dem Vorangegangenen kurz fassen. Sie lassen sich am einfachsten charakterisieren als nicht sehr weit fortschreitende Anfänge zu den eben geschilderten Metamorphosen im eingeschalteten Blatte. Zunächst tritt natürlich wie in den Blättern entknospter Individuen das Faszikular-Kambium wieder auf und in Tätigkeit; diese ist aber intensiver als in den Blättern knospenloser Pflanzen, und es bleibt häufig auch nicht dabei, sondern kommt auch zu lokal begrenzter Kambium- und Holzbildung oberhalb des primären Bündels. Besonders nach der Basis des Blattstieles zu ist das der Fall. Niemals aber kommt es auch nur im entferntesten zu so weitgehender Umwandlung wie im eingeschalteten Blatte.

Die *Torenia*-Blätter verhalten sich also in dieser Hinsicht, soweit sie keine spreitenständigen Sprosse bilden, wie die von Mathuse (1906) untersuchten Blätter zahlreicher anderer Dikotylen, bei denen es in Blattstecklingen nach erfolgter Bewurzelung zwar auch zu sekundärem Dickenwachstum im Gefäßbündel, zur Tätigkeit eines geschlossenen Holzringes aber nur bei solchen Pflanzen kommt, bei denen ein solcher im normalen Blattstiel schon da war, wie z. B. bei *Vitis.* Es ist klar, daß bei solchen Pflanzen schon die

erste zu beobachtende Reaktion, das Wiederfunktionieren des Faszikular-Kambiums, genügt, ein weiteres allseitiges Dickenwachstum zu ermöglichen; bei ihnen ist es nicht nötig, daß sich Parenchymzellen noch nachträglich umdifferenzieren, und so ist die bei den bisherigen erfolgreichen Einschaltungen von Knight bei *Vitis* und von Carrière bei *Citrus* — auch diese Gattung hat im normalen Blattstiel schon einen rings geschlossenen Holzkörper — beobachtete Entstehung neuer ringförmiger Holzschichten eine verhältnismäßig einfache Reaktion im Vergleich zu den von uns bei *Torenia asiatica* konstatierten Metamorphosen.

Daß überhaupt in bewurzelten, aber keine Sprosse tragenden Blattstecklingen sekundäres Dickenwachstum mit Neubildungen verschiedener Art eintritt, hängt wohl — von anderen im dritten Teil dieser Arbeit zu erörternden Gründen vorerst abgesehen — mit der Bewurzelung zusammen. Darauf deutet der Umstand hin, daß die Neubildungen in diesen Blattstecklingen um so stärker werden, je mehr man sich der Stielbasis nähert, während sie natürlich im eingeschalteten Blatte gleichmäßig in der ganzen eingeschalteten Strecke entwickelt sind. Auch das spricht dafür, daß die erwähnten lokalen Neubildungen außerhalb des primären Gefäßbündels immer direkt über dem Ansatz einer Adventivwurzel zu finden sind, also gewissermaßen deren Fortsetzung nach oben darstellen. Wir werden auf die Frage noch zurückzukommen haben. —

Ein Rückblick auf den Bau der vier Blattkategorien, die im folgenden der Kürze wegen einfach den vier Abschnitten entsprechend als die Blätter a, b, c und d bezeichnet werden sollen, ergibt nun, daß die in dem eingeschalteten Blattstiele zu beobachtende Umänderung des normalen Blattstielbaues zur Stammstruktur in der Tat wesentlich eine Folge der Einschaltung als solcher ist. Denn die Vergleichsblätter b und d, deren Lebensdauer ebenfalls über das normale Maß hinaus verlängert worden war, die aber keine spreitenständigen Sprosse zu versorgen hatten, wiesen gerade die wesentlichsten Metamorphosen des eingeschalteten Stieles nicht auf. Nun ist aber die Einschaltung ein sehr komplizierter Vorgang, der aus mehreren Einzelprozessen zusammengesetzt ist, von denen jeder an sich strukturändernd wirken könnte. Es soll daher die Aufgabe des folgenden Kapitels sein, denjenigen oder diejenigen der Faktoren näher zu präzisieren, die sich mit der Einschaltung für den Blattstiel ändern und als auslösend für das Eintreten der Umwandlungen anzusehen sind.

Vorher aber möchte ich darauf hinweisen, daß die von uns beobachteten Metamorphosen des eingeschalteten Blattstieles von *Torenia asiatica* besonders insofern Beachtung verdienen, als sie nachträgliche Umdifferenzierungen eines ausgewachsenen Organes darstellen, das seine definitive Ausgestaltung schon erfahren hatte und sich im normalen Verlaufe der Entwicklung nicht mehr verändert haben würde, von den Absterbungserscheinungen natürlich abgesehen. Das gilt nicht nur von dem Organ, dem Blattstiel, als Ganzem, sondern auch von jeder einzelnen der Zellen, aus denen es zusammengesetzt ist. Wenn daher Mathuse (1907, S. 28) meint, „daß der Stiel unter den geänderten Bedingungen vollkommen Stammstruktur angenommen habe, darf man nicht erwarten; dazu scheint das Gewebe des normalen Blattstiels bereits viel zu differenziert zu sein“, so zeigen unsere Versuche, daß der Grad der Differenzierung, den ein Gewebe erreicht hat, nicht maßgebend ist für das Vorhandensein oder Fehlen der Fähigkeit, sich doch noch umzudifferenzieren. Es ist dazu nur erforderlich, daß die nötigen Bedingungen hergestellt werden, und wenn in den Versuchen von Mathuse mit Blattstecklingen eine solche völlige Umwandlung des Blattstieles zum Stengel nicht eintrat, so ist der Grund dafür — soweit unsere bei *Torenia* erhaltenen Resultate eine Verallgemeinerung zulassen — sicher nicht in der mangelnden Befähigung zur Umdifferenzierung zu suchen, sondern darin, daß die für eine solche erforderlichen Bedingungen eben erst mit der Einschaltung des Blattes, nicht aber schon mit dessen Isolierung und Bewurzelung gegeben sind.

Freilich sind solche nachträgliche Umgestaltungen von Pflanzenorganen und Geweben vorerst noch etwas sehr Seltenes. Zwar zeigen schon die auch in ausdifferenzierten Zellen nach Verwundungen und anderen pathologischen Reizungen auftretenden Reaktionen sowie das Wiederembryonalwerden somatischer Zellen bei regenerativen Vorgängen, daß die Wachstumsfähigkeit auch ausgewachsener Zellen unter Umständen wieder erweckt werden kann. Die von uns beobachteten Umdifferenzierungen fertiger Organe lassen sich indessen weder in die Verwundungsreaktionen noch in die regenerativen Geschehnisse einordnen, sondern sie treten als dritte Kategorie von Wachtumserscheinungen differenzierter Organe beiden zur Seite, mit einigen wenigen schon bekannten Parallelvorgängen nachträglicher Umgestaltungen.

Das erste der wenigen sicher bekannten Beispiele wurde wohl von Vöchting (1899, S. 33) beschrieben, dem es gelang, ein schon ausgebildetes Stengelinternodium von *Boussingaultia baselloides* sich zu einer Knolle umgestalten zu lassen. Das Kambium, das sich auch in diesem Falle an der Erzeugung der Knolle mit beteiligt, ist zwar hier von vornherein, da es sich um einen Stengelteil handelt, vorhanden und braucht also nicht neu aus nicht mehr embryonalen Zellen herausdifferenziert zu werden; da aber auch die an sich fertigen Mark- und Rindenzellen wesentlich an der Neubildung beteiligt sind, so stellt das Verhalten des *Boussingaultia*-Internodiums in der Tat eine Parallele zu dem des eingeschalteten *Torenia*-Blattstieles dar. Einigermaßen anders liegen die Dinge dagegen bei den seltsamen Blattknollen, die Vöchting (1899, S. 67) bei *Oxalis crassicaulis* erhielt, und an die man zunächst zum Vergleich denken könnte, da es sich dabei ebenfalls um ein metamorphes Produkt des Blattstieles handelt. Aber die beiden Fälle lassen sich insofern nicht direkt miteinander vergleichen, als die Umwandlung zur Knolle bei *Oxalis crassicaulis* nur dann gelingt, wenn das Blatt ganz jung, also noch nicht völlig ausdifferenziert ist. „Hat der Stiel sich schon gestreckt und eine Länge von 2—3 mm erreicht, dann kommt, soweit unsere Erfahrung reicht, niemals mehr eine Knolle zustande“ (Vöchting 1899, S. 68). Bei *Torenia* dagegen ist es gleichgültig, wie alt das Blatt ist, das zu dem Einschaltungsversuche verwendet wird; dieser gelingt im Gegenteil eher besser, wenn das Blatt völlig ausgewachsen und ausgestaltet, als wenn es noch im Streckungswachstum begriffen ist.

Dagegen schließt sich hier die nachträgliche Umwandlung von Blütenblättern und Narben in Laubblätter an, die ich (Winkler 1902) gelegentlich bei *Chrysanthemum frutescens Etoile d'or* beobachtete. Auch hier handelte es sich um vollkommen fertig differenzierte Organe, die sich doch noch nachträglich zu ganz anderen Gebilden von durchaus anderer Funktion und Struktur umbildeten. Freilich war diese Metamorphose zufällig beobachtet, nicht experimentell erzeugt worden, sodaß sich nichts über die Ursache der nachträglichen Blütenumwandlung feststellen ließ. Doch tritt der Fall durch den Nachweis der entsprechenden Befähigung der *Torenia*-Blätter zu nachträglicher Umdifferenzierung aus seiner Vereinzelung heraus.

Ob auch die neuerdings von Vöchting (1902) beobachtete knollenförmige Anschwellung der Blattkissen an entknospten Stöcken

von *Brassica oleracea f. gongylodes*, in denen auch Gefäßstränge vorkommen, die sich zu runden, ringsum mit Kambium ausgerüsteten mächtigen Körpern entwickeln, hierher gehören, erscheint zweifelhaft, da es nicht sicher ist, ob hier eine echte Umdifferenzierung zu einem anderen normalen, in anderer Richtung funktionierenden Organ vorliegt oder nicht vielmehr eine pathologische hypertrophische Geschwulst.

3. Die Ursachen der beobachteten Strukturänderungen.

Es sei nun der Versuch gemacht, die Ursachen zu präzisieren, die die im vorhergehenden beschriebenen Strukturänderungen des eingeschalteten Blattes bewirken. Erinnern wir uns zu dem Zwecke nochmals daran, daß sie im wesentlichen darin bestanden, daß der Blattstiel, dem Stammfunktion auferlegt worden war, auch Stammstruktur annahm, d. h. ein eigenes ringförmiges Kambium bildete und mit diesem normal und ausgiebig in die Dicke wuchs.

Da die äußeren Bedingungen, unter denen die isolierten Blätter kultiviert wurden, denen völlig glichen, unter denen die Vergleichsblätter gehalten wurden, so können Faktoren der Außenwelt, wie Licht, Temperatur, Feuchtigkeit außer acht gelassen werden, und wir können uns darauf beschränken, diejenigen Faktoren zu analysieren, die für den eingeschalteten Blattstiel im Vergleich zu dem normalen geändert sind. So viel ich sehe, kommen da in Betracht: 1. die Verlängerung der Lebensdauer, 2. das Aufhören der korrelativen Wechselwirkungen zwischen dem Blatt und seiner Mutterpflanze, 3. Wundreiz, 4. Änderungen in den Ernährungsverhältnissen, 5. die geänderte mechanische Beanspruchung und 6. die geänderten Ansprüche an die Stoffleitung. Diese sechs Faktoren sollen nun einzeln auf ihre Wirksamkeit hin untersucht werden.

a) Die Verlängerung der Lebensdauer.

Ohne weiteres ist sicher, daß die verlängerte Lebensdauer des eingeschalteten Blattes im Vergleich zu dem normalen nicht die Ursache, oder wenigstens nicht die alleinige Ursache der weitgehenden Metamorphosen in ihm sein kann, da diese in den Vergleichsblättern b und d nicht auftraten, obwohl deren Lebensdauer ebenfalls im gleichen Maße verlängert war. Immerhin bleibt zu entscheiden, ob nicht die doch auch bei den Vergleichsblättern wahrnehmbaren Änderungen auf Rechnung der verlängerten Lebens-

dauer kommen, sodaß diese wenigstens als mitwirkender Faktor auch für das eingeschaltete Blatt heranzuziehen wäre.

Nun läßt es sich freilich schwer entscheiden, ob die Verlängerung der Lebensdauer an sich Strukturänderungen bewirken kann. Denn es gelingt nicht, die Lebensdauer eines Organes, etwa eines Blattes, über das normale Maß hinaus zu verlängern, ohne daß sich gleichzeitig andere Faktoren mit ändern, von denen wir wissen, daß sie strukturändernd wirken können. Das trifft auch für unsere Vergleichsblätter zu.

Küster (1903, S. 146) schreibt der verlängerten Lebensdauer, ohne indessen ihre Wirkungsweise näher zu analysieren, eine große Bedeutung für die Entstehung anormaler sekundärer Gewebe zu und meint, daß die Strukturänderungen, die Vöchting (1899) an in den Grundstock eingeschalteten Kartoffelknollen beobachtet hat, und die Vöchting selbst als Aktivitätshyperplasien deutet, zum Teil sich schon daraus erklärten, daß die Lebensdauer der Knollen über das normale Maß hinaus verlängert, ihre verschiedenen Gewebe also länger als unter normalen Verhältnissen in Anspruch genommen würden. „Nun ist offenbar fortgesetzte Inanspruchnahme an sich noch nicht gleichbedeutend mit gesteigerter Inanspruchnahme: es wäre sehr wohl möglich, daß auch „fortgesetzte“ Inanspruchnahme unter Umständen schon genügt, um die abnormale Bildung sekundärer Gewebe, wie sie Vöchting beobachtete, anzuregen“ (Küster, a. a. O.).

Dazu möchte ich bemerken, daß eine strukturändernde Wirkung der verlängerten Lebensdauer überhaupt nur insofern denkbar wäre, als es sich um die fortgesetzte Inanspruchnahme von Organen oder Gewebesystemen handelte, die nur eine beschränkte, kürzer als die Versuchsdauer währende Zeit lang funktionieren können.

Wenn es nun auch selbstverständlich ist, daß eine obere Altersgrenze für die Funktionsfähigkeit eines jeden Organes und einer jeden Zelle existiert, so ist es doch nicht nötig, daß diese Grenze mit dem Zeitpunkt zusammenfällt, an dem normalerweise der Funktionsstillstand eintritt. Mit anderen Worten, es kann sehr wohl Organe und Zellen geben, die länger als sie in der Tat normal funktionieren, funktionieren könnten, bei denen also auch nicht etwa eintretende Funktionsunfähigkeit Ursache des Absterbens ist. Und zweifellos ist das bei vielen Gewebsarten und Zellen der Fall. Dann wird man aber auch von der Lebensverlängerung, soweit sie eine gewisse maximale Dauer nicht überschreitet und nicht

mit einer Funktionssteigerung verbunden ist, keine Strukturänderungen innerhalb der betreffenden Gewebe erwarten dürfen, da solche nur denkbar sind, wenn die Gewebe nicht länger funktionsfähig sind, also durch neue ersetzt werden müssen.

Freilich fehlen uns meines Wissens eingehende experimentelle Erfahrungen darüber, wie lange die verschiedenen Gewebesysteme funktionsfähig bleiben, und so sind wir mehr oder weniger auf Vermutungen angewiesen (vgl. Pfeffer 1901, S. 285). So scheint beispielsweise das Assimilationsparenchym zu denjenigen Gewebesystemen zu gehören, die unter geeigneten Bedingungen leicht länger als normal funktionieren können. Wenigstens gelingt es bei manchen Pflanzen, die an sich nur eine Vegetationsperiode hindurch tätigen Blätter in Stecklingskultur jahrelang am Leben zu erhalten, ohne daß das Assimilationsgewebe äußerlich irgend welche Veränderung oder eine Vermehrung erführe.

Komplizierter liegen aber die Dinge offenbar bei den uns in erster Linie interessierenden Leitungssystemen. Wenigstens können wir beobachten, daß normalerweise die Funktionsdauer eines Gefäßes oder einer Siebröhre immer nur eine relativ beschränkte ist. Daß die Tätigkeit der primären Spiralgefäße nur eine transitorische ist, ist bekannt; aber auch die sekundär gebildeten Gefäße funktionieren meistens normal nur begrenzte Zeit, wie u. a. daraus hervorgeht, daß im Baumstamm immer nur die jüngsten Jahresringe an der Wasserleitung beteiligt sind. In manchen Fällen, so z. B. bei *Robinia pseudacacia* funktionieren die Gefäße sogar nur ein bis höchstens zwei Jahre lang, da man im Holze dieses Baumes regelmäßig schon die Gefäße des zweit- oder drittältesten Jahresringes mit Thyllen erfüllt findet. Ob das nun freilich darauf beruht, daß die Leitungsfähigkeit der betreffenden Gefäße erloschen ist, bleibt zum mindesten zweifelhaft und kann nur experimentell entschieden werden. Ich möchte es bezweifeln und eher annehmen, daß die Gefäße im Moment ihrer Ausschaltung an sich wohl noch leistungsfähig sind, aber ausgeschaltet werden, da sie keinen genügenden Anschluß an die neuentstehenden Transpirationsorgane erhalten.

In anderen Fällen bleiben jedenfalls die Gefäße sehr lange funktionsfähig. Schon bei manchen dikotylen Bäumen ist das der Fall, besonders aber begreiflicherweise bei langlebigen baumförmigen Monokotylen ohne sekundäres Dickenwachstum, wie den Palmen, bei denen aber auch die neuentstehenden Blätter stets unmittelbaren Anschluß an die vorhandenen Gefäße erhalten.

Sicheres ist also bei dem Mangel an experimentell sichergestellten Tatsachen den Angaben über die Dauer der Funktionsfähigkeit der Gefäße, soweit sie mir bekannt sind, nicht zu entnehmen. Jedenfalls aber nötigt vor der Hand nichts dazu, anzunehmen, daß ein Gefäß nicht sehr viel länger tätig sein könnte als es normalerweise tätig ist, und damit kämen wir zu der Annahme, daß auch die Anfänge der von uns beobachteten Neubildung leitender Elemente in Organen, deren Lebensdauer künstlich verlängert war, nicht in erster Linie auf die über die normale Zeitdauer hinaus fortgesetzte Inanspruchnahme der vorhandenen Gefäße zurückzuführen ist.

Küster (1903, S. 146) erinnert zur Unterstützung seiner Überzeugung, daß schon fortgesetzte Inanspruchnahme allein unter Umständen genüge, um die abnormale Bildung sekundärer Gewebe anzuregen, „an die Versuche von Mer (1879), der abgeschnittene Blätter von *Hedera helix* sich bewurzeln und jahrelang am Leben bleiben sah. In den Stielen der Blätter bildeten sich sekundäre Gewebe, durch welche die ursprünglich isolierten Gefäßbündel zu einem Gewebestrang vereinigt wurden. Daß hier die Neubildung von Gefäßen usw. auf eine Steigerung des Wasserverbrauchs usf. zurückzuführen sei, ist durchaus nicht wahrscheinlich. Besser begründet scheint mir die Annahme, daß die infolge der abnorm verlängerten Lebensdauer fortgesetzte Inanspruchnahme bestimmter Gewebeformen ihre hyperplastische Ausbildung veranlaßt hat“.

Diese Argumentation ist aber nicht zwingend. Denn erstens einmal würde sie nur dann anwendbar sein, wie wir gesehen haben, wenn die Gefäße und andere in Betracht kommende Gewebesysteme nur eine eng umgrenzte Zeit hindurch funktionsfähig bleiben, was wir nicht wissen. Zweitens aber liegt bei isolierten bewurzelten Blättern, wie wir wenigstens für *Torenia* später (S. 59) ausführlich zeigen werden, doch eine Steigerung des Wasserverbrauchs vor, die unter anderem darauf beruht, daß durch den Blattstiel außer der für die Transpiration benötigten, im allgemeinen allerdings konstant bleibenden oder nur wenig steigenden Wassermenge auch noch diejenige Flüssigkeitsmenge strömt, die durch das oft mächtig entwickelte Wurzelsystem in das Blatt eingepreßt und aus ihm in liquider Form wieder ausgeschieden wird. Drittens endlich ist zu bedenken, daß durch das Abschneiden des Blattes viele der durchgeschnittenen Gefäße verstopft wurden, und daß nicht alle Gefäße später direkten Anschluß an die neu entstehenden Wurzeln erhalten, so daß nicht

sämtliche Gefäße des Blattstieles mehr für die Wasserleitung zur Verfügung stehen und also für Ersatz gesorgt werden muß. Auch der Mersche Versuch vermag also die strukturändernde Wirkung der verlängerten Lebensdauer als solcher nicht zu beweisen.

Die Siebröhren scheinen sich in dieser Hinsicht ähnlich wie das Wasserleitungssystem zu verhalten. Auch über ihre normale Funktionsdauer liegen nur wenige Angaben vor (vgl. Fischer 1886, S. 292), doch läßt sich aus ihrer andauernden Neubildung und dem sehr häufigen Vorkommen obliterierter Siebröhren in noch relativ jungen Rindenteilen mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß auch ihre normale Funktionsdauer nicht lange währt. Woraus aber natürlich wiederum nicht etwa gefolgert werden darf, daß sie nicht noch länger funktionieren könnten.

Aus alledem geht jedenfalls hervor, daß die Rolle sehr schwer zu präzisieren ist, die bei dem Zustandekommen der Strukturänderungen in sproßlosen und sproßtragenden Blattstecklingen die verlängerte Lebensdauer, also die fortgesetzte, zunächst nicht gesteigerte Inanspruchnahme der einzelnen Gewebesysteme spielt. Groß ist ihre Bedeutung aber sicher nicht, und jedenfalls tritt sie im Vergleich zu den noch zu besprechenden Faktoren so zurück, daß wir sie vorerst vernachlässigen können.

b) Der Wegfall der korrelativen Wechselwirkungen.

Der zweite Faktor, den wir für die Erklärung der strukturellen Änderungen in dem eingeschalteten Blattstiele zu berücksichtigen haben, ist der Wegfall der korrelativen Wechselwirkungen zwischen dem Versuchsblatte und seiner Mutterpflanze. Ihn können wir sicherer präzisieren, da wir ja hier die Blätter zum Vergleich heranziehen können, bei denen diese Wechselwirkungen zwar auch ausgeschaltet waren, die aber keine Sprosse auf ihrer Spreite trugen. Im gleichen Sinne sind auch die Vergleichsblätter b verwendbar; sie sind zwar nicht von der Mutterpflanze abgetrennt, da dieser aber sämtliche Vegetationspunkte genommen sind, so fallen auch für sie die korrelativen Beziehungen zu den Sproßscheiteln weg, die gerade die wichtigsten sind.

Wie wir gesehen haben, traten bei allen drei Blattkategorien Strukturänderungen auf, die geringsten bei den Blättern b, etwas stärkere bei den Blättern d, bei weitem die einschneidendsten bei den eingeschalteten Blättern c. Schon das Bestehen solcher quantitativer Unterschiede, insbesondere zwischen den Blättern c und d,

bei denen beiden die korrelativen Beziehungen völlig wegfielen, beweist, daß dem Ausfallen dieser Beziehungen eine wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der Metamorphose des eingeschalteten Blattes nicht zuzuschreiben ist. Es fragt sich nun, ob ihm eine Rolle als mitwirkender Faktor zukommt.

An sich kann das nicht als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Denn die Stufe der morphologischen und anatomischen Differenzierung, die jedes Blatt, wie jedes andere Organ einer Pflanze erreicht, ist abhängig von den bei seiner Entstehung und Ausgestaltung herrschenden inneren und äußeren Faktoren. Unter den letzteren sind bekanntlich speziell für die Ausgestaltung des Blattes Licht, Feuchtigkeit usw. maßgebend, unter den ersteren neben Faktoren der Ernährung zweifellos auch die korrelativen Beziehungen zu den anderen Teilen der Pflanze. So hat z. B. Haberlandt (1902, S. 77) darauf hingewiesen, daß die Zellen des Assimilationsparenchyms der Blätter, wie ihr Verhalten nach Isolierung zeigt, einer weitergehenden Differenzierung fähig sind, als die ist, die sie normalerweise erreichen; wenn sie im Zusammenhang mit der Pflanze sich weniger weit ausgestalten, so beruht das, wie Haberlandt annimmt, auf einem von der Gesamtpflanze ausgehenden Hemmungsreiz, der also den Grad der Differenzierung des Blattes bestimmt.

Auch auf Grund zahlreicher anderer Experimente wissen wir, daß in den Zellen der Blätter wohl aller Pflanzen potentiell die Fähigkeit zu Wachstums- und Differenzierungsvorgängen schlummert, die im normalen, ungestört an der Pflanze vegetierenden Blatte nie zum Ausdruck kommen. Es läßt sich nicht bezweifeln, daß zum Teil diese Fähigkeiten infolge der hemmenden Wirkung korrelativer Wechselbeziehungen zwischen Blatt und Mutterpflanze latent bleiben. Das gilt z. B. von den regenerativen Fähigkeiten des Blattes, also von seinem Vermögen, Wurzeln zu bilden und — bei *Torenia* — die Epidermiszellen der Oberseite zu Sproßvegetationspunkten umzuwandeln. Es sind das latente Fähigkeiten, die erst durch die Lösung des Zusammenhanges zwischen Blatt und Stengel aktiviert werden, und deren Latentbleiben, wie die früher zitierten Versuche Goebels an *Begonia rex* zeigen, außer auf der Wirkung der durch das Ablösen neugeschaffenen Reize auch mit darauf beruht, daß von der Mutterpflanze, speziell von deren wachsenden Vegetationspunkten korrelative Hemmungswirkungen ausgehen.

Aber, alles das zugegeben, die Rolle der korrelativen Wechselwirkungen darf, besonders hinsichtlich der anatomischen Differenzierung des Blattes, auch nicht überschätzt werden. Das geht z. B. daraus hervor, daß das ungestörte Bestehen der korrelativen Beziehungen nicht ausreicht, die normale Blattdifferenzierung herbeizuführen, wenn andere äußere oder im Blatte selbst gelegene Faktoren fehlen. Das gilt z. B. für ein Blatt, das man allein an einer sonst ungestört am Licht belassenen Pflanze etiolieren läßt; es erhellt aus der geringen Gewebedifferenzierung im Blattstiel eines frühzeitig ganz oder partiell entspreiteten Blattes; es geht aus dem Asymmetrischwerden der Blattstielstruktur zusammengesetzter Blätter hervor, denen im jugendlichen Entwicklungsstadium die Fiedern der einen Seite abgeschnitten werden (Jodin 1900). Auch zeigen ja unsere in dieser Arbeit beschriebenen Versuche, daß den Blättern von *Torenia* die Fähigkeit zu einer sehr viel weiter gehenden Differenzierung innewohnt, als sie lediglich durch Aufhebung der Korrelationen erzielbar ist.

Aus alledem wird man den Schluß ziehen dürfen, daß die normale anatomische Ausgestaltung des Blattes weniger auf korrelativen Beziehungen zu der Gesamtpflanze — von Ernährungsbeziehungen zunächst abgesehen — als auf Faktoren beruht, die im Blatte selbst liegen. Wenn sich also nach dessen Abtrennung von der Mutterpflanze Änderungen im anatomischen Bau einstellen, so können diese jedenfalls nur zum geringsten Teile darauf zurückgeführt werden, daß die hemmenden oder fördernden Einflüsse der korrelativen Wechselbeziehungen weggefallen sind.

c) Der Wundreiz.

Auch der Wundreiz kann als solcher zur Erklärung der Strukturänderungen im eingeschalteten Blattstiel nur in beschränktem Maße herangezogen werden. Ist er doch bei den isolierten, aber sproßfreien Vergleichsblättern d ebenfalls vorhanden, ohne so weitgehende Änderungen hervorzurufen. Ganz ohne Wirkung ist er indessen sicherlich nicht. Jedenfalls sind viele der an der basalen Schnittfläche vor sich gehenden Entwickelungsvorgänge, wie die Korkbildung, die Entstehung eines Kallus usw. zum Teil auf seine Mitwirkung zurückzuführen. Für die uns in erster Linie interessierende Umwandlung des Bündels kommt er aber aus dem eben angeführten Grunde direkt nicht in Betracht.

Montemartini (1904) schreibt allerdings dem Wundreiz eine die Ausgestaltung des Gefäßbündels stark beeinflussende Wirkung

zu, indem er in der schwächeren Entwicklung des Xylems unterhalb einer Querwunde im Blattnerven im Gegensatz zu der fast normalen Ausbildung oberhalb der Wunde einen Erfolg des Wundreizes sieht, der sich in den Bündeln basipetal leichter fortpflanze als akropetal. Wir werden später auf diese Ansicht Montemartinis zurückkommen; hier sei nur darauf hingewiesen, daß es sich auch nach Montemartinis Ansicht doch eben nur um eine hemmende Einwirkung des Wundreizes handelt, während die von uns zu erklärenden Strukturänderungen gerade in einer wesentlichen Förderung der Xylembildung bestehen. Überdies liegen sie oberhalb und nicht unterhalb der Wunde.

Indirekt kommt freilich die Wirkung der Verwundung auch in unserem Falle zur Geltung. Und zwar in dem Sinne, den wir bereits bei Besprechung des Merschen Versuches (S. 49) kurz angedeutet haben. Durch das Abschneiden des Blattstieles wird die Wasserleitung in den Gefäßen zunächst völlig sistiert und viele von ihnen werden infolgedessen verstopft. Bei der Mehrzahl dürfte das freilich nur am basalen Ende geschehen, sodaß sie, wenn sie später Anschluß an das wasserzuführende Bündelsystem der neugebildeten Wurzeln erhalten, wieder zur Wasserleitung herangezogen werden können. Solche aber, die auch oben verstopft werden, sind damit dauernd ausgeschaltet, und für sie muß Ersatz geschaffen werden. So hat die Verwundung indirekt den Erfolg, die Zahl der wasserleitenden Elemente zu vermindern, und daß dieser Umstand von wesentlichem Einfluß auf die Strukturänderung ist, werden wir bei Besprechung der Wasserleitungsverhältnisse im eingeschalteten Blattstiel sehen.

d) Die Änderung der Ernährungsverhältnisse.

Da die isolierten Blätter ihre Assimilate nicht mehr in den Stamm abführen können, so muß es sehr bald in ihnen zu einer erheblichen Stoffanhäufung kommen, die ihr Maximum kurz vor der Wurzelentstehung oder — falls es zu einer solchen nicht kommt — dann erreicht haben wird, wenn infolge der Anhäufung der Assimilationsprodukte die Assimilationstätigkeit der Chloroplasten sistiert wird. Sowie die Wurzelbildung einsetzt, beginnt die Stoffanhäufung etwas zurückzugehen, da viel Material für das Wachstum des Wurzelsystems verbraucht wird, dessen Ausbildung bei allen Blattstecklingen, die sich überhaupt bewurzeln, trotz der sich gleichbleibenden Oberfläche des Blattes und der nicht oder nur

wenig steigenden Transpiration fast stets eine sehr mächtige ist. Trotzdem sind auch dann noch solche Blattstecklinge dicht mit Stoffen angefüllt. Auch für den eingeschalteten Blattstiel trifft das wenigstens im Anfang seiner sekundären Entwicklung zu, und es entsteht nun die Frage, ob diese Veränderung der normalen Ernährungsverhältnisse, diese abnorme Stoffanhäufung, etwa als nutritiver Reiz Einfluß auf die Strukturänderungen hat. Mathuse (1906, S. 45) nimmt das an, wenn er die Ansicht äußert, die von ihm in Blattstecklingen beobachteten Differenzierungen träten normal in den Blättern deswegen nicht auf, „weil die in ihnen erzeugten Assimilate sogleich wieder abgeführt werden und in den Sproßvegetationspunkten beim Bau neuer Organe Verwendung finden".

Darin scheint mir aber doch eine Überschätzung der morphogenen Wirkung der Nährstoffe zu liegen. Allerdings, wenn man auch im allgemeinen mit Pfeffer (1897, S. 517 u. a. a. O.) der Ansicht sein wird, daß Organbildung und Wachstum nicht durch Stoffzustrom veranlaßt werden, sondern daß umgekehrt sie die Zuwanderung von Nährstoffen regulieren, so ist doch zuzugeben, daß in gewissen Fällen überreiche Ernährung oder abnorme Stoffstauung Wachtumsvorgänge und Differenzierungen anregen oder steigern können, die sonst nicht stattgefunden hätten. Insbesondere die Versuche Vöchtings (1899) über Knollenbildung am anormalen Orte haben hierfür zahlreiche schlagende Beispiele geliefert, und Vöchting selbst (a. a. O., S. 82ff.) neigt dazu, seine Beobachtungen durch die Annahme zu erklären, daß eine nutritive Reizung stattfindet, „daß, sobald die Konzentration der Nährlösung einen gewissen Grad überschreitet, ein bestimmter Teilungsmodus in den Zellen auftritt, der zur Entstehung des erforderlichen Gewebes führt". Bernard (1902) sieht sogar die Ursache der normalen Knollenbildung in der steigenden Nährstoffkonzentration. Daß auch der Blattstiel unter dem Einfluß nutritiver Reizung beträchtlich in die Dicke wachsen kann, zeigen die Versuche Vöchtings mit *Raphanus sativus var. radicula* (a. a. O., S. 127).

So ist es sicher, daß unter Umständen überreiche Stoffzufuhr allein genügt, um in gewissen Organen Dickenwachstum und Gewebeveränderungen hervorzurufen, seien diese nun durch ein Kambium vermittelt oder nicht. Das gilt, wie im Hinblick auf später zu Erörterndes gleich an dieser Stelle bemerkt sei, auch dann, wenn an dem betreffenden Pflanzenteile keine gleichzeitige Neubildung von Organen vor sich geht, wie der *Raphanus*-Blattstiel und besonders

ein Versuch zeigt, den ich mit den Internodien der Composite *Mikania amara* anstellte, die bis zu 20 cm lang werden. Kultiviert man sie isoliert, so bewurzeln sie sich zunächst monatelang nicht, bilden auch keine Regenerativsprosse, wachsen aber in ihrem basalen Teile so intensiv in die Dicke, daß sie einen 6—8 mal so großen Durchmesser erhalten, als sie ursprünglich besaßen. Zweifellos ist das eine Folge davon, daß die basalwärts wandernden Assimilate sich oberhalb der basalen Schnittfläche anstauen.

Trotzdem also nutritive Reizung sicherlich an sich schon sekundäre Gewebebildung zur Folge haben kann, dürfte sie doch in unserem Falle nur unwesentlich mitwirken. Und zwar einmal deswegen, weil ja in den Vergleichsblättern b, in denen die Stoffanhäufung am größten war, gerade die geringsten Strukturänderungen eintraten. Ferner aber vor allem deshalb, weil, wie die anatomische Untersuchung der eben zitierten Fälle ergibt, dann, wenn sekundäre Gewebebildung infolge von überreicher Ernährung eintritt, es sich in erster Linie um die Neuentstehung von Speichergewebe handelt. In unserem Falle aber entsteht vor allem Holz. Überdies ist auch schon die Entstehung des Kambiums an sich kaum als Erfolg der Nährstoffstauung anzusehen, denn in allen den erwähnten Beispielen, die als Ernährungshyperplasien zu deuten sind, entsteht das Speichergewebe nicht aus einem zu diesem Zwecke neugebildeten Kambium, sondern durch die veränderte Tätigkeit eines schon vorhandenen sowie durch Teilung der Parenchymelemente. So wird z. B. auch in den Blattstielknollen von *Oxalis crassicaulis* kein Kambiumring erzeugt.

Wenn wir daher von den Strukturänderungen des eingeschalteten Blattstieles etwas als Folgeerscheinung der geänderten Ernährungsverhältnisse auffassen wollen, so ist es nicht die Bildung des Kambiumringes und seiner Produkte, sondern höchstens die Teilung der Parenchymzellen, die, wie erwähnt wurde, hie und da erfolgt und zur Entstehung von Tochterprodukten führt, die zumal in sproßlosen Blättern und vor der Wurzelbildung sehr reichlich mit Stärke erfüllt sind, also mit einigem Rechte als Speicherparenchymzellen angesprochen werden können.

e) Die geänderte mechanische Beanspruchung.

Es ist selbstverständlich, daß für einen *Torenia*-Blattstiel, auf dessen Spreite sich Sprosse entwickeln, die mechanischen Faktoren im Vergleich zu normalen Blättern oder zu sproßlosen Blatt-

stecklingen insofern geändert sind, als ihr Stiel das Vielfache von der Last zu tragen hat, die er normal tragen muß. Ohne Gewebeveränderung ist er aber dazu durchaus nicht imstande, denn normale Blätter werden, wenn man sie ablöst und ebenso tief in Sand steckt wie die eingeschalteten, schon durch eine weit geringere Belastung der Spreite zu Boden gebogen als die beträgt, die das eingeschaltete Blattstück ohne Schwierigkeit aufrecht zu tragen vermag. Der Vergleich des anatomischen Baues der beiden Blattarten macht das ja ohne weiteres verständlich, und es fragt sich nur, wie viel von den Strukturänderungen des eingeschalteten Blattes auf Rechnung der allmählich sich erhöhenden mechanischen Beanspruchung zu schreiben ist.

Daß die mechanische Inanspruchnahme eines wachsenden Pflanzenteiles Einfluß auf die Qualität und Quantität der vom Kambium gelieferten Produkte hat, ist bekanntlich verschiedentlich behauptet worden. Es sollen, je größer die Zug- und Druckkräfte sind, die auf das sich ausgestaltende Organ einwirken, desto mehr und desto stärker ausgebildete mechanische Elemente entstehen. So bringt man bekanntlich die Entstehung des Rotholzes bei Koniferen, das exzentrische Dickenwachstum und ähnliche Erscheinungen mit der mechanischen Beanspruchung in Zusammenhang. Ja Schwarz (1899) sieht sogar in Druckreiz die hauptsächlichste Ursache der Spätholzbildung überhaupt. Die bekannte Angabe Heglers, daß selbst in Organen, die normalerweise keine mechanischen Elemente entwickeln, ihre Entstehung durch mechanischen Zug bewirkt werden könne, hat sich allerdings nicht bestätigt (vgl. bes. Wildt 1906, der die Heglerschen Originalpräparate eingesehen hat). Doch liegen genügend gesicherte Angaben von Wiedersheim, Vöchting, Ball, Bücher und anderen vor, aus denen bestimmt hervorgeht, daß Änderungen der Druck- und Zugspannungen innerhalb sich differenzierender Organe die Gewebeausbildung bis zu einem gewissen Grade zu beeinflussen vermögen. Besonders auffällig tritt das nach Wildt (1906) bei Wurzeln zutage.

Auch in unserem Falle zeigt sich ein gewisser Parallelismus zwischen dem Grade der mechanischen Inanspruchnahme und dem der sekundären anatomischen Veränderungen. In den unbelasteten Vergleichsblättern sind sie am geringsten, und auch bei den eingeschalteten läßt sich beobachten, daß das neu entstandene Kambium um so intensiver arbeitet, je üppiger der von dem Blattstiel zu

tragende Sproß ist. Es wäre nun aber verfrüht, daraus den Schluß ziehen zu wollen, daß lediglich der Grad der Mehrbelastung über den Eintritt und das Maß der Strukturänderung entschiede. Denn es sind eben nicht allein die mechanischen Verhältnisse mit der Einschaltung verändert.

Exakt ließe sich die Rolle der erhöhten mechanischen Beanspruchung feststellen, wenn es gelänge, an einem sproßfreien Blatt dieselben mechanischen Veränderungen herzustellen, die das eingeschaltete Blatt durch das allmähliche Größerwerden seines spreitenständigen Sprosses erleidet. Das erscheint freilich kaum durchführbar. Ich habe nur feststellen können, daß ein dauernd ausgeübter, allmählich gesteigerter Zug auf den Blattstiel keinerlei gewebebildende Wirkung hat. Der Versuch wurde so angestellt, daß die Lamina eines isolierten bewurzelten, aber sproßlosen Blattes oder die eines ungestört an der Pflanze sitzenden Blattes etwa in der Mitte mit einer Klammer gefaßt wurde, an der ein über eine Rolle geführter Bindfaden mit einem Gewicht am freien Ende befestigt war. Aber selbst wenn die Gewichtsmenge fast bis zur Zerreißungsgrenze gesteigert wurde, traten in den gezogenen Blättern keinerlei sekundäre Gewebeveränderungen ein. Ebenso wenig waren solche dadurch zu erzielen, daß auf die Spreite Gewichte in allmählich steigenden Mengen gelegt wurden, um abnorme Zug- und Druckspannungen zu erzeugen.

Aus diesen Versuchen, die ja die im Einschaltungsversuch gegebenen Bedingungen nur in sehr roher Weise nachahmen, darf nun freilich noch nicht der Schluß gezogen werden, daß die geänderte mechanische Beanspruchung des eingeschalteten Blattstieles gar keinen Einfluß auf die in ihm auftretenden Strukturänderungen hat. Ich möchte es im Gegenteile eher als wahrscheinlich bezeichnen, daß der mechanische Faktor dabei eine Rolle spielt, wenn sich diese vorerst auch nicht näher präzisieren läßt. Sicher erscheint mir nur, daß er an Bedeutung weit zurücksteht hinter dem letzten Faktor, den wir nun zu betrachten haben, den geänderten Stoffleitungsvorgängen.

f) Die geänderten Ansprüche an die Stoffleitung.

Neben der Aufgabe, die Anhangsorgane zu tragen, hat der Stengel noch vor allem die, die Stoffleitung zwischen den oberirdischen und den unterirdischen Teilen zu besorgen. Beiden Funktionen

entspricht sein anatomischer Aufbau, indem er sich in der Hauptsache aus Elementen der Festigung und solchen der Leitung zusammensetzt und vor allem ein Gewebe, das Kambium, besitzt, das imstande ist, durch fortwährende Neubildung entsprechender Elemente den mit dem Größerwerden der Pflanze andauernd steigenden Anforderungen an die Trag- und Leitfähigkeit des Stengels gerecht zu werden.

Die Aufgaben des Blattstieles sind zwar im allgemeinen dieselben, aber in quantitativ erheblich geringerem Maße, dem auch die geringere Differenzierung entspricht. Vor allem aber fehlt dem Blattstiel, wenigstens bei den für uns in Betracht kommenden Pflanzen, das Kambium, da bei ihm keine Steigerung der Beanspruchung vorliegt; denn Gewicht und Transpiration der Spreite bleiben im allgemeinen konstant oder sind doch nur unwesentlichen Veränderungen unterworfen.

Wenn wir daher in unseren Versuchen den Blattstiel zwingen, die Funktion des Stammes zu übernehmen, so erhöhen wir damit vor allem um ein Vielfaches die Ansprüche, die hinsichtlich der Tragfähigkeit — worüber wir im vorigen Abschnitt bereits gesprochen haben — und der Leitung von Wasser und organischen Substanzen an ihn gestellt werden. Nur dann, wenn die für Leitungszwecke in ihm vorhandenen Elemente auch sehr erheblich gesteigerten Anforderungen ohne weiteres gerecht werden könnten, dürften wir dann keine anatomischen Veränderungen erwarten; wenn sie aber, was von vorherein wahrscheinlicher ist, dazu nicht imstande sind, so muß, wenn anders der Blattstiel sich überhaupt den geänderten Verhältnissen fügt, die Zahl der Leitungsbahnen vermehrt werden, bis die nötigen Stoffmengen ohne Schwierigkeit transportiert werden können.

Wie wir gesehen haben, ist das auch bei den eingeschalteten Blattstielen von *Torenia* der Fall, und in der Tat ist nach unserer Ansicht die erhöhte Inanspruchnahme der leitenden Elemente derjenige Faktor, der vor allem als Ursache der beobachteten Strukturänderungen in Betracht kommt. Und zwar hauptsächlich die geänderten Ansprüche an die Wasserleitung. Diejenigen an die Leitung organischen Materiales, also die Beanspruchung der Siebröhren und des Leitparenchyms, sind deswegen weniger wichtig, weil sie nicht in dem Grade erhöht sind als die an das wasserleitende System. Denn durch den eingeschalteten Blattstiel fließt allerdings zwar ein Strom von Kohlehydraten und Eiweißsubstanzen

hinab in das sich ja stetig vergrößernde Wurzelsystem. Aber dieses ist bei den sproßtragenden Blättern kaum umfangreicher als bei sproßlosen, die, wie wir sahen, keine so weitgehende Umwandlung wie die ersteren erlitten. Und da unterirdische Speicherorgane bei *Torenia* nicht vorkommen, so werden durch den Stiel in der Hauptsache eben nur die zum Ausbau des Wurzelsystems nötigen Stoffmengen transportiert.

Anders die Wasserleitung. Sie steigt im Vergleich zu dem in normalem Zusammenhang mit der Mutterpflanze verbliebenen Blatte schon bei dem sproßlosen isolierten Blatte mit dem Erscheinen des Wurzelsystems, da dieses, abgesehen davon, daß es den infolge der Transpiration stattfindenden Wasserverlust ersetzt, noch vermöge des Wurzeldruckes nicht unerhebliche Wassermengen durch den Blattstiel in die Spreite befördert. Auch das normale Blatt am Stengel steht natürlich unter dem Einflusse des Blutungsdruckes, und auch seinen Stiel durchfließt nicht nur eine der jeweiligen Transpirationsgröße proportionale Wassermenge. Aber diese ist doch immer nicht unwesentlich geringer, als die Wassermasse, die durch den Stiel eines gut eingewurzelten Blattes strömt. Das geht anschaulich daraus hervor, daß ein isoliertes *Torenia*-Blatt, das in demselben Topfe wie ein normales Individuum bewurzelt ist, im gleichen feuchten Raum eher und mehr Wasser in liquider Form ausscheidet als ein Blatt der ganzen Pflanze. Ich habe das auch zahlenmäßig festzustellen gesucht, indem ich den Wasserverlust eines eingewurzelten Blattes pro qcm verglich mit dem, den unter gleichen Verhältnissen das Blatt einer ganzen Pflanze pro qcm erlitt.

Dazu wurde die Transpirationswage benutzt. Isolierte Blätter und ganze Pflanzen, die im gleichen Raume erwachsen waren, wurden sorgfältig ausgetopft und mit den Wurzeln in Wasser gestellt. Nach frühestens 24 Stunden wurden sie zu dem Versuche verwendet, indem sie in der mittleren Durchbohrung einer auf Wasser schwimmenden Korkplatte so fixiert wurden, daß die Wurzeln in das Wasser tauchten, die transpirierenden Teile aber über die das Wasser und den Kork überziehende Ölschutzschicht emporragten. Die beiden Vergleichsobjekte wurden unmittelbar nacheinander auf derselben Wage gewogen, standen während der Versuchsdauer dicht nebeneinander im selben Raume und wurden nach genau gleichen Zeiträumen wieder gewogen. Nachstehende Tabelle gibt die erhaltenen Werte wieder:

Blatt			Sproß			
No.	T.-V.	Oberfl.	No.	T.-V.	Blattzahl	Oberfl.
1	0,10 g	ca. 3,2 qcm	1	0,75 g	22	ca. 45,8 qcm
2	0,12 „	„ 3,5 „	2	0,68 „	20	„ 40,6 „
3	0,12 „	„ 3,6 „	3	0,81 „	26	„ 48 „
4	0,13 „	„ 3,6 „	4	0,54 „	16	„ 36,4 „
5	0,10 „	„ 3,5 „	5	0,85 „	24	„ 47,3 „
Mittel:	0,11 g	ca. 3,5 qcm		0,73 g		ca. 43,6 qcm
ergibt ca. 0,032 g pro qcm			ergibt ca. 0,016 g pro qcm			

Zu der Tabelle ist zu bemerken, daß T.-V. den mittleren stündlichen Transpirationsverlust bedeutet, angegeben in Gramm als Mittel aus je 5 Versuchen mit demselben Objekt. Bei den Sprossen ist zu der ungefähren Berechnung der transpirierenden Oberfläche nur die der Blätter in Rechnung gezogen, die der Stengelteile und der Blüten aber vernachlässigt worden, sodaß, da ein Teil des durch Wägung ermittelten Wasserverlustes doch auf auch diese Organe kommt, die Leistung pro qcm Blattoberfläche tatsächlich noch etwas weniger als 0,016 g beträgt.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, haben die isolierten bewurzelten Blätter in derselben Zeit etwa die doppelte Menge Wasser verloren als normale Blätter. Nehmen wir nun noch dazu, daß, worauf schon früher hingewiesen wurde, durch das Abschneiden und die infolgedessen in manchen Gefäßen auftretenden Reaktionen ein Teil der wasserleitenden Elemente funktionsuntauglich wird, und daß nicht alle Gefäße unmittelbaren Anschluß an die neuentstandenen Wurzeln erhalten, so wird ersichtlich, daß schon im sproßlosen Blattsteckling die Ansprüche an die wasserleitende Tätigkeit der vorhandenen Gefäße wesentlich erhöht werden. Und dem entspricht ja auch eine angemessene Neubildung wasserleitender Elemente.

Sehr erheblich größer aber ist die Steigerung bei unseren eingeschalteten Blättern. Für sie gilt natürlich all das, was eben für sproßlose Blätter auseinandergesetzt wurde, ebenfalls. Dazu aber kommt eine sich stetig vergrößernde Erhöhung der Ansprüche an die Wasserleitung von dem Momente an, wo sich die ersten Blätter des spreitenständigen Triebes entfalten. Und wenn dieser am Ende seiner Entwicklung schließlich 20—30 und mehr Blätter trägt, so ist die Wassermenge, die der Stiel des Mutterblattes zu leiten hat, schließlich 20—30 und mehrmal so groß als die normale.

Einer solchen Mehrleistung können aber die zu Beginn des Versuches im Stiel vorhandenen Gefäße nicht gewachsen sein, sodaß unbedingt neue wasserleitende Elemente gebildet werden müssen, wenn nicht die Entwicklung des spreitenbürtigen Sprosses zum Stillstand kommen soll. Und das ist nicht der Fall.

In der einfachen Weise wie der Stengel kann aber der Blattstiel die Zahl seiner Gefäße nicht vermehren, da er kein Kambium besitzt. Denn das ursprünglich im Hauptgefäßbündel vorhandene Kambium erlischt gewöhnlich selbst bei langlebigen Blättern sehr früh. Und da Gefäßbildung nur durch Vermittlung eines Kambiums möglich ist, so wird sekundär aus den vorhandenen Parenchymzellen ein solches gebildet, das weiterhin normal tätig ist und sich in der Intensität seiner Tätigkeit nach der Größe der von ihm zu versorgenden transpirierenden Oberfläche richtet.

So kommen wir also zu der Ansicht, daß es die erhöhten Ansprüche an seine wasserleitende Tätigkeit sind, die in erster Linie den Blattstiel zur Erzeugung eines Kambiums und von wasserleitenden Elementen durch dieses veranlassen. Es entsteht nun die Frage, wie wir uns den Zusammenhang zwischen diesen beiden Tatsachen, der Notwendigkeit, mehr Wasser zu leiten, oder, wie wir es auch ausdrücken können, dem Bedürfnis nach mehr Wasserbahnen, und der Erzeugung solcher zu denken haben.

Nach dem bekannten Pflügerschen „teleologischen Kausalgesetz“ ist „die Ursache jedes Bedürfnisses eines lebenden Wesens zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses“, und auch die Lamarckisten sehen in dem Bedürfnis als solchem die direkte Ursache derjenigen Vorgänge, die zu seiner Befriedigung führen. Konsequent durchgedacht führt dieser Standpunkt zu der Annahme — vor der denn auch Pauly (1905, S. 166) nicht zurückschreckt —, daß dabei „seelische Vorgänge einfachster Art“ vorliegen, „bei welchen Empfindung, Vorstellung und Wille ihre Rolle spielen“. Eine solche Annahme erscheint mir als gänzlich undiskutierbar und nicht ernst zu nehmen, und auch das Pflügersche Gesetz gibt offenbar keine Erklärung, sondern lediglich eine Umschreibung des tatsächlich Beobachteten. Das Bestreben, ein empfundenes Bedürfnis zu befriedigen, kann als Motiv natürlich nur bei Organismen in Betracht kommen, die handeln können, nicht aber auch bei solchen, die nur reagieren; „zweckmäßig reagieren“ ist aber ein Unding, man kann immer nur von „zweckmäßig handeln“ reden. Wenn uns daher das Verhalten eines Organismus, wie ihn die Pflanze

vorstellt, etwa das Verhalten unseres eingeschalteten Blattstieles, allerdings als außerordentlich zweckmäßig erscheint, so heißt das nur, daß das gleiche Verhalten bei einem mit Empfindung, Vorstellung, Erfahrungsvermögen und Willen begabten Organismus zweckmäßig sein würde. Denn nur bei einem solchen kann die Erkenntnis der Tatsache, daß ein bestimmtes Verhalten zweckmäßig ist, als Ursache dieses Verhaltens angenommen werden. Die Pflanzen aber, speziell unser Blattstiel, verhalten sich so, wie sie sich verhalten, nicht deshalb, weil dies und kein anderes Verhalten zweckmäßig ist, sondern weil sie unter dem Einfluß einer Reihe von Faktoren stehen, der dies und kein anderes Verhalten notwendig bewirkt. Daß dies Verhalten dann meistens, aber durchaus nicht immer, so ist, daß es uns als zweckmäßig erscheint und tatsächlich die Bestehensmöglichkeit des Organismus unter den jeweils gegebenen Bedingungen garantiert, läßt sich, worauf ich aber hier natürlich nicht eingehen kann, meines Erachtens ausreichend durch die Selektionstheorie erklären.

Wir müssen also eine lamarckistische Erklärung unseres Falles, die in der Annahme bestehen würde, daß das von dem eingeschalteten Blatte empfundene Bedürfnis nach mehr Leitungsbahnen direkt die Ursache für die Bildung solcher sei, ablehnen. Sie käme dem Verzicht auf den Versuch gleich, sich die tatsächlich zwischen der Notwendigkeit, mehr Wasser zu leiten, und der Neubildung von Gefäßen bestehenden Beziehungen durch kritische Analyse der dabei in Betracht kommenden Momente verständlich zu machen.

Wenn wir nun den Versuch einer solchen Analyse wagen, wollen wir uns nochmals vergegenwärtigen, daß die Entstehung eines Kambiumringes und die von Xylem durch dessen Tätigkeit im Blattstiel irgendwie direkt mit der Einschaltung zusammenhängen muß, da sie in den nicht eingeschalteten Vergleichsblättern unterblieb. Es müssen also von den sich entwickelnden Trieben und deren Anhangsorganen irgendwelche Wirkungen ausgehen, die die erwähnte Gewebebildung zur Folge haben. Auf Grund der vorstehenden Überlegungen haben wir angenommen, daß das steigende Wasserbedürfnis der blattbürtigen Sprosse, infolgedessen ein immer größerer Wasserstrom den Stiel durchfließen muß, in erster Linie in Betracht kommt. Ehe wir aber die Wirkungsweise des steigenden Wasserstromes näher analysieren, müssen wir uns noch mit der Frage beschäftigen, ob nicht von den sich entwickelnden Organen Einflüsse ganz anderer Art ausgehen und die Strukturänderungen bewirken könnten. Verschiedentlich ist solches ja auch angenommen worden.

Vor allem ist hier an die Arbeiten von Jost (1891, 1893) zu erinnern, durch die zum ersten Male der Nachweis erbracht wurde, daß die gefäßbildende Tätigkeit des Kambiums in weitgehendem Maße abhängig ist von der direkten Verbindung des Kambiums mit darüberstehenden, in Entwicklung begriffenen Blättern. Welcher Art dieser Einfluß der Blätter auf die Gefäßbildung in ihren Spuren ist, konnte Jost nicht näher definieren; er stellte nur ausdrücklich fest, daß ihre assimilatorische Tätigkeit belanglos ist. Maßgebend aber ist, daß die Blätter sich entfalten. Ob man sich unter dem Einfluß, der dabei von ihnen auf die gefäßbildende Tätigkeit des Kambiums ausgeht, einen materiellen oder einen kinetischen Vorgang zu denken hat, läßt Jost unentschieden; er neigt dazu, eine kinetische Einwirkung, eine Reizwirkung, die von den wachsenden Organen ausgeht und sich nach abwärts fortpflanzt, für wahrscheinlicher zu halten, gibt aber Wieler gegenüber zu, daß auch eine materielle denkbar sei, etwa derart, daß bei der Blattbildung Stoffe entstünden, die an sich vorhandene, aber nicht zur Gefäßbildung verwendbare Nährstoffe in eine dazu verwendbare Form brächten.

Durch die Jostschen Versuche ist also jedenfalls sichergestellt, daß direkte Beziehungen zwischen Blattentwicklung und Gefäßbildung bestehen. Übrigens hat auch schon Markfeldt (1885, S. 85) beobachtet, daß bei *Abies excelsa* das Kambium der Blattspur die beim Dickenwachstum des Stammes alljährlich durch Einreißen entstehende Lücke nur so lange durch Neubildung von Tracheiden ausfüllt, als die Nadel selbst noch lebt, so „daß das Blatt gewissermaßen das Agens ist, welches die Tätigkeit des Spurkambiums anregt". Ferner hat gleichzeitig mit Jost auch Prunet (1891, S. 366) für *Vitis vinifera, Eucalyptus obliqua* und *Corylus avellana* angegeben, daß die experimentelle „suppression de la feuille paraît amener dans la structure des noeuds des modifications importantes: les faisceaux foliaires disparaissent, la différenciation des faisceaux caulinaires s'attenue". Neuerdings hat Jodin (1900) — in einer mir nur aus einem kurzen Referate bekannten Arbeit — gezeigt, daß durch das Abknipsen einiger Fiedern an sehr jungen zusammengesetzten Blättern die Entwicklung der zugehörigen Gefäßbündel im gemeinsamen Blattstiel gehemmt wird, und Goumy (1905, S. 243) hat gefunden, daß auch in Zweigen von Obstbäumen nach Entblätterung eine Reduktion des Gefäßsystems eintritt. Auch die umfangreiche Literatur wäre hier anzuführen, die sich mit den Beziehungen zwischen den Ursachen des Dickenwachstums und der Jahresring-

bildung einerseits und der Blattentfaltung und Zweigbildung anderseits beschäftigt; doch werden wir auf diese später noch einzugehen haben.

Nun hat allerdings Montemartini (1904)* den Jostschen Versuchen gegenüber nachzuweisen versucht, daß sich das Ausbleiben der Gefäßbildung in der Blattspur nach dem Abschneiden des zugehörigen Blattes einfach als eine Wirkung des Wundreizes verstehen lasse, der sich basalwärts rascher und weiter fortpflanze als apikalwärts. Aber seine Versuche scheinen mir auch eine andere Deutung zuzulassen, und überdies hat Jost (1904, S. 404) ausdrücklich festgestellt, daß sich derselbe Erfolg wie durch das Wegschneiden auch dadurch unter völliger Ausschaltung des Wundreizes erzielen lasse, daß man das jugendliche Blatt durch Eingipsen am weiteren Wachstum hindert. Auch unsere Versuche mit den eingeschalteten Blattstielen sprechen deutlich für Jost und gegen Montemartini. Auch an denen entstehen ja das Kambium und die Gefäße nur unter dem Einfluß sich entwickelnder Sprosse; für ihre Nichtbildung in sproßfreien Blättern ist sicher der Wundreiz nicht verantwortlich zu machen, sondern auch an unseren Versuchen müssen wir eben irgend eine Beziehung zwischen der Gefäßbildung und der Entwicklung blatttragender Triebe auf dem Blatte annehmen[1]).

Trotz der Kritik Montemartinis können wir also aus den im vorstehenden angeführten und später zu erwähnenden Untersuchungen und besonders sicher aus unseren Einschaltungsversuchen den Schluß aufrecht erhalten, daß in Pflanzenteilen, deren Kambium in Tätigkeit ist, ausgiebige Gefäßbildung nur dann eintritt, wenn das Kambium in unmittelbarer Verbindung mit sich entwickelnden Blättern oder Sprossen steht. Jost stellt sich diesen Einfluß als einen vorerst nicht analysierbaren Reiz wahrscheinlich nicht materieller Natur vor; Wieler (1898) als Ernährungswirkung, wobei auch die Wasserversorgung mit eingerechnet ist; ich möchte die gefäßbildende Einwirkung der wachsenden Blätter einfach mit ihrer Transpiration

---

1) Der Einfluß des Wundreizes ist aber in den Jostschen Versuchen natürlich nicht gänzlich außer acht zu lassen und jedenfalls noch näher zu präzisieren. Vorerst wird man aber Jost beistimmen, wenn er (brieflich) sagt, der Wundreiz sei keinesfalls allein Ursache der unterbleibenden Gefäßbildung, und überdies sei es wahrscheinlich, daß die Verwundung nur die mangelhafte Ausbildung der Primärgefäße bedinge, während für die weitere Ausbildung der Gefäßbündel, besonders auch in den sekundären Teilen, der Blatteinfluß unbedingt wahrscheinlich sei.



in Zusammenhang bringen, die im allgemeinen proportional der Oberflächenvergrößerung zunimmt. Das letzte Kapitel soll die Berechtigung dieser Anschauung und ihre Verwendbarkeit für die Erklärung der Strukturänderungen in den eingeschalteten Blättern darlegen.

4. Die Beziehungen zwischen Transpiration und Gefäßbildung.

Daß die Transpiration überhaupt einen Einfluß auf die Gefäßbildung besitzt, ist seit den ersten darüber vorliegenden experimentellen Untersuchungen von Kohl (1886) durch zahlreiche Arbeiten bestätigt worden. Ich kann die sehr umfangreiche Literatur nicht im einzelnen durchgehen, beschränke mich vielmehr darauf, einige wenige Angaben anzuführen.

Kohl selbst war (1886, S. 96) zu dem Resultate gekommen, daß „bei Pflanzen, die in Folge entweder äußerer Bedingungen oder besonderer Organisationsverhältnisse kräftig transpiriren, immer die Summe der Gefäßquerdurchschnitte relativ groß, bei Pflanzen, die in feuchter Atmosphäre wachsen, oder kleine Blattflächen besitzen, jene Summe immer relativ klein ist, und daß man durch Änderung der äußeren Transpirationsbedingungen es in der Hand hat, auf die Weite resp. Zahl der Gefäße einer Pflanze einzuwirken.“ Und S. 115: „In engem Zusammenhange mit den Wassermengen, welche eine Pflanze aus ihren Blattflächen verdampft, steht die Ausbildung der Gefäße in Bezug auf Zahl und Weite, sodaß man mit der Kenntnis des Standorts und der Größe der transpirirenden Blattfläche ausgestattet, schon annähernd die Gefäßmenge zu bestimmen vermag.“

Oger (1892), Gain (1895) und Eberhardt (1903) konstatierten, daß Pflanzen, die in nassem Boden kultiviert wurden, aber in trockene Luft ragten, bei merklicher Reduktion der Blattfläche eine stärkere Gefäßbildung und massigere Entwicklung sekundären Holzes zeigten als Kontrollpflanzen, die unter sonst ganz identischen Bedingungen in feuchter Luft gehalten worden waren. Ferner ist hier an die etiolierten Pflanzen zu erinnern, die, wie seit langem bekannt ist, weniger Gefäße bilden als normale Vergleichspflanzen, entsprechend der geringeren Transpiration der rudimentär bleibenden Blätter. Dem entspricht es auch, daß das Holz von Pflanzen, die in blauem Licht erwuchsen, gefäßreicher ist, als das von Pflanzen derselben Art aus rotem oder grünem Licht (Téodoresco 1899);

denn die Blätter werden am größten im blauen und bleiben am kleinsten im grünen Licht, und überdies fördert das blaue Licht an sich die Transpiration gegenüber den anderen Lichtarten. Ebenso ist es zu verstehen, daß grüne Pflanzen, im kohlensäurefreien Raum kultiviert, ihr Gefäßsystem weniger stark ausbilden als normal erwachsene Vergleichsexemplare: deren Blattfläche und Transpiration sind eben entsprechend größer. Und wenn endlich oberirdische Pflanzenteile, die unterirdisch kultiviert werden, eine Reduktion des Gefäßsystems eintreten lassen (Thomas 1900), so entspricht das dem Umstande, daß Blattgröße und Transpirationsintensität bei ihnen verringert sind; umgekehrt verhalten sich nach demselben Autor unterirdische, am Licht erzogene Pflanzenteile.

Zu diesen und zahlreichen anderen experimentell gewonnenen Tatsachen kommen nun noch eine große Reihe von Beobachtungen, die sich in demselben Sinne deuten lassen. Einige davon seien angeführt: Blattarme Gewächse haben im allgemeinen gefäßarmes Holz. Bäume bodenfeuchter Standorte haben gefäßreicheren Holzzuwachs als solche trockener Standorte (Houlbert 1893). Wenn Wasserpflanzen und Wüstengewächse beide ein äußerst reduziertes Gefäßsystem besitzen, so ist bei Pflanzen, die unter so extrem verschiedenen Bedingungen gedeihen, diese auffallende anatomische Konvergenzerscheinung kaum anders zu verstehen, als wenn man annimmt, daß die bei beiden biologischen Pflanzentypen äußerst reduzierte Transpiration — bei Wasserpflanzen infolge des Mediums, bei Wüstenpflanzen infolge der Wasserarmut des Bodens und der Wirksamkeit der xerophytischen Transpirations-Schutzeinrichtungen — das verursachende Moment ist. Küsters (1903, S. 280) Annahme, die Zwergexemplare trockener Standorte deuteten an, daß „durch abnorm gesteigerte Transpiration, die den Transpirationsstrom beschleunigt, eher Hemmungserscheinungen veranlaßt zu werden scheinen,“ beruht auf der irrtümlichen Vorstellung, daß an trockenen Standorten mehr transpiriert würde als an nassen. Die Gefäßarmut der oft groß- und reichblättrigen Wasserpflanzen illustriert übrigens auch die Tatsache, daß auch die direkte Verbindung mit beblätterten wachsenden Organen allein das Kambium nicht zur Gefäßbildung anzuregen vermag, wenn diese Organe nicht oder fast nicht transpirieren. Lehrreich ist auch das Verhalten metamorpher Sprosse wie der Ranken, Dornen oder Stacheln; sie sind blattlos oder blattarm und dementsprechend auch gefäßärmer als vergleichbare Laubsprosse derselben Art, wofür Haberlandt (1904, S. 290)

ein anschauliches Beispiel für die Ranken von *Vitis* abbildet. Pflanzen, die im Hochgebirge wachsen, bilden, den gesteigerten Transpirationsverhältnissen entsprechend, ein gefäßreicheres Holz als Exemplare aus der Ebene (Lazniewski 1896, S. 264; Rosenthal 1904). Endlich sei noch an die Beobachtung von Peirce (1904) erinnert, daß Zweige von *Pinus radiata*, an denen *Diplosis pini-radiatae* Gallen erzeugt hat, weniger Xylem bilden als normale, entsprechend der Oberflächenverkleinerung der Nadeln an den befallenen Trieben: „on is led to infer that the differences in the quantities of water (and solutes) drawn up through the xylem into galled and normal leaves furnish the reason for the differences in the amounts of conducting tissue as shown by the annual rings“ (a. a. O., S. 454).

Eine Konsequenz der durch die vorstehenden Versuche und Beobachtungen nahe gelegten Ansicht, daß die Transpiration die Qualität des Zuwachses in dem Sinne beeinflußt, daß er gefäßreicher wird, ist, daß in Fällen, wo Zuwachstätigkeit ohne gleichzeitige Transpirationssteigerung stattfindet, der Zuwachs gefäßfrei oder wenigstens gefäßarm sein muß. Das ist auch der Fall. Vor allem sind hier die sich infolge eines Kontaktreizes verdickenden Organe zu nennen. Von ihnen stellte zuerst Treub (1883) fest, daß ihr oft sehr mächtiger Zuwachs gefäßfrei ist. So bei *Uncaria ovalifolia*: „le bois d'un crochet épaissi se compose uniquement de „trachéides“ et de parenchyme; les vaisseaux font absolument défaut, excepté les quelques vaisseaux spiralés primaires“. Das Dickenwachstum geschieht durch die Tätigkeit des Kambiums, und die Haken können dicker werden als der sie tragende Stamm, in dem das Dickenwachstum zahlreiche Gefäße erzeugt. Auch bei *Ancistrocladus Vahlii* und *pinangianus* „il n'y a pas du tout de vaisseaux“ in verdickten Kletterhaken, dagegen in „branches de même diamètre, il y a de nombreux vaisseaux dans le bois“. Noch lehrreicher ist das Verhalten von *Artabotrys Blumei*; in Haken, die gefaßt haben und steril sind, d. h. keine Blüten und Früchte tragen, ist das sekundäre Holz fast gefäßfrei; solche aber, die Anhangsorgane tragen und außerdem gefaßt haben, führen viel mehr Gefäße.

Dasselbe stellte später für Ranken Worgitzky (1887) fest: „Es ist eine charakteristische Eigenschaft des kambialen Dickenwachstums der Ranken, daß durch dasselbe nur sehr wenig, in manchen Fällen aber überhaupt keine Gefäße gebildet werden“

5*

(S. 37). Und auch für rankende Blattstiele gilt dasselbe (v. Derschau 1893).

Endlich ist noch ein Versuch von Böhm (1879, S. 254) anzuführen, der Weidenzweige unter Wasser kultivierte und den Zuwachs völlig gefäßfrei fand.

Diese Beispiele, die sich leicht noch häufen ließen, mögen für den Nachweis genügen, daß zwischen der Transpirationsgröße und dem Maße der Gefäßbildung eine strenge Proportionalität besteht, die den Gedanken an einen kausalen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen nahe legt. Die nicht zu bezweifelnde Einwirkung wachsender Organe auf die gefäßbildende Tätigkeit des Kambiums würde darnach vor allem darin bestehen, daß die Transpiration durch das Größer- und Zahlreicherwerden der Organe immer steigt, und daß diese Transpirationssteigerung die Erzeugung neuer Gefäße zur Folge hat. Damit kämen wir wieder auf die Annahme zurück, daß auch die Strukturänderungen im eingeschalteten Blattstiel darauf zurückzuführen sind, daß er eine sehr viel größere transpirierende Fläche mit Wasser zu versorgen hat.

Ehe wir nun kurz auf die Einwände eingehen, die gegen die Annahme einer direkten Beziehung zwischen Transpiration und Gefäßbildung erhoben worden sind, sei noch daran erinnert, daß man auch zur Erklärung der Jahresringstruktur, speziell der Entstehung des gefäßreichen Frühholzes, auf die Annahme zurückgegriffen hat. Zuerst geschah das wohl von Haberlandt, der 1884 in der ersten Auflage seiner physiologischen Pflanzenanatomie sich folgendermaßen äußerte (vgl. 1904, S. 585): „In jedem Jahre vergrößert sich die transpirirende Laubkrone des Baumes. Als nächstes Bedürfnis nach dem Wiedererwachen der Vegetation im Frühjahre stellt sich demnach eine Vermehrung der Wasserleitungsbahnen heraus. Diesem Bedürfnisse wird wohl im Frühjahr und Frühsommer durch die Bildung des gefäßreichen Frühlingsholzes entsprochen. Wenn dann in den heißesten Sommermonaten, im Juli und August, die Transpiration der Laubkrone ihr Maximum erreicht, dann ist die Vermehrung der Leitungsbahnen des Wassers bereits erfolgt, die neuen Gefäße sind schon functionstüchtig geworden. Nunmehr kann die Pflanze auf die Erhöhung der Festigkeit ihres Stammes bedacht sein; Libriformstränge werden gebildet, und im Herbstholz wird durch die tangentiale Abplattung seiner Elemente und durch die Verdickung der Wandungen der mechanisch wirksame Teil des Jahresring-Querschnittes möglichst vergrößert“.

Später hat sich auch R. Hartig dieser Erklärung angeschlossen (vgl. die Zusammenfassung der Resultate seiner zahlreichen Arbeiten in 1901, S. 1—52). Endlich äußert sich auch Strasburger (1891, S. 948) ganz ähnlich: „Die innerhalb der Wasserbahnen herrschenden Umstände üben einen ganz bestimmten correlativen Reiz auf die in Entwicklung begriffenen Elemente aus und bestimmen die Art ihrer Entwicklung . . . . In welcher Weise der Einfluß der thätigen Wasserbahnen sich auf die in Entwicklung begriffenen Elemente äußert, mag dahingestellt bleiben. Man könnte denken, daß, solange die directen Wasserbahnen, welche nach den Verbrauchsorten führen, nicht hergestellt sind, Wasser an die Jungholzzellen leichter abgegeben werde. Möglich ist, daß der Wasserüberschuß des Frühjahrs zugleich auch schon als Reiz auf die Cambiumthätigkeit einwirkt und zur Bildung weitlumigerer Elemente anregt. Da aber auch in Holzgewächsen, die vor dem Laubausbruch entästet wurden, sowie auch in geringelten Stämmen unter der Ringelung sich Cambiumthätigkeit einstellt und, soweit dies dem Charakter des betreffenden Holzes entspricht, zunächst merklich weitere Elemente liefert, so kann es sich nur um einen erblich fixirten Vorgang handeln, der aber quantitativ und qualitativ unter dem Einfluß der auf ihn wirkenden Reize steht. . . . Sobald für die directen Wasserbahnen gesorgt ist, hört die auf die Jungholzzellen ausgeübte Reizwirkung auf, und dominirend werden nunmehr die Einflüsse, welche sich als Bedürfnis nach mechanischer Festigung äußern. Diese letztere Reizursache mag von Anfang an vorhanden sein, wird aber zunächst durch das Bedürfnis nach Wasserbahnen ganz beherrscht."

Nun ist freilich, wie schon kurz angedeutet, dieser Erklärungsversuch, an dem für uns natürlich der vermutete Zusammenhang zwischen der Transpirationssteigerung und der Bildung des gefäßreichen Frühholzes das wichtigste ist, nicht unwidersprochen geblieben. So bemerkt z. B. Wieler (1892, S. 62 und 70): „Es ist keine kausale Erklärung, wenn man das Vorhandensein des Frühholzes auf ein großes Bedürfnis danach zurückführt, . . sondern nur eine Umschreibung der thatsächlich beobachteten Verhältnisse mit Rücksicht auf die physiologische Function der vorhandenen Elementarorgane". Auch wir haben alle Erklärungsversuche zurückgewiesen, die mit dem Bedürfnis als direkter Ursache operieren.

Schwerer wiegen Einwände, die den Einfluß der Transpiration auf die Gefäßbildung überhaupt bestreiten. Schon in seiner ersten

Arbeit über das Dickenwachstum zieht Jost (1891, S. 545) die eventuelle Bedeutung der Transpiration für die Gefäßbildung in Betracht, kommt aber zu dem Schlusse, daß sie „zwar Qualität und Quantität der Gefäße beeinflussen könne, aber nicht die Ursache der Gefäßbildung überhaupt sei". Er begründet das damit, daß „bei *Phaseolus* noch immer eine große Menge von Gefäßen gebildet wird, auch wenn man die Transpiration auf ein Minimum herabsetzt, wie man ja auch in den submersen Gewächsen immer noch Gefäße findet, wie auch unter Wasser cultivirte Pappelzweige solche noch zeigen".

Aber dem ist entgegen zu halten, daß doch auch in allen den angeführten Fällen, selbst in submers vegetierenden Wasserpflanzen, die Transpiration zwar erheblich vermindert, aber die Wasserbewegung innerhalb der Pflanze doch nicht völlig sistiert ist. Und dem entspricht es, daß auch die Gefäßbildung nicht ganz aufhört, aber erheblich eingeschränkt wird.

Ferner meint Jost (a. a. O.), wenn die Transpiration Ursache der Gefäßbildung wäre, „so müßten auch die Stämme unserer Bäume in die Dicke wachsen, so lange sie transpiriren, also zum mindesten den ganzen Sommer über". Das tun sie aber bekanntlich nicht. Indessen scheint mir auch dieser Einwand nicht stichhaltig zu sein, da nicht die Transpiration als solche in Betracht kommt, sondern die Transpirationssteigerung. Diese fällt aber mit dem Abschluß des Wachstums der Blätter fort und nimmt mit dem Älterwerden der Blätter eher ab als zu. In der Tat hat v. Höhnel (1879, S. 404) gezeigt, daß die von ein- und demselben Individuum transpirierte monatliche Wassermenge von Juni an bis November konstant abnimmt. Hier könnte man freilich einwenden, daß ja im Frühjahr bei Beginn des Dickenwachstums, wenn die sich entwickelnden Blätter noch ganz klein oder gar noch in der Knospe eingeschlossen sind, die gesamten Leitungsbahnen zur Verfügung stehen, die im Sommer und Herbst vorher genügten, um eine für die Transpiration einer weitaus größeren Blattoberfläche zureichende Wassermenge zuzuführen. Trotzdem beginnt das Dickenwachstum gerade mit Gefäßbildung. Aber dem gegenüber ist darauf hinzuweisen, daß die neuentstehenden Organe erstens meist nur ungenügenden oder indirekten Anschluß an die älteren Jahresringe erhalten, und daß zweitens im Laufe des Herbstes und Winters ein voller Jahresring durch den Verkernungsprozeß oder ihm analoge Vorgänge von der Teilnahme an der Wasserleitung ausgeschaltet

wird, die ja immer nur in wenigen der jüngsten Jahresringe stattfindet. Die Zahl der bei Beginn des Dickenwachstums zur Verfügung stehenden Gefäße ist daher in der Tat verhältnismäßig geringer als zu jeder anderer Zeit, und da zudem auch unbelaubte Zweige oft nicht unerheblich transpirieren (vgl. Burgerstein 1904, S. 74ff.) und sich die durch den Blutungsdruck verursachte Wasserbewegung auch schon vor Beginn der Laubentfaltung geltend macht, so findet zweifellos auch schon vor der Belaubung eine gar nicht unbeträchtliche Wasserbewegung in dem Baume statt, für die Leitungsbahnen nötig sind.

Auch Schwarz (1899, S. 240, 360 u. a. a. O.) ist der Ansicht, „daß ein mit der Transpiration zusammenhängendes Bedürfnis an Leitungsbahnen nicht als Reiz wirkt“. Er gibt zwar zu, daß (a. a. O., S. 360) „thatsächlich eine für die Wasserversorgung vorteilhafte und der Transpirationsgröße entsprechende Ausbildung des als Leitungsgewebe funktionierenden Frühholzes — bei der Kiefer — besteht,“ meint aber, wenn die Transpirationsgröße die Menge des leitenden Gewebes bestimme, so müsse dessen Querschnittsgröße den Bedürfnissen der Wasserleitung „vollkommen und bis ins einzelne gehend“ entsprechen. Auf Grund von Messungen der relativen Anteilnahme der Splintfläche am Gesamtquerschnitt des Kiefernstammes und der Größe der Frühholzfläche in ein- und demselben Jahresring auf Scheiben aus verschiedenen Höhen des Schaftes kommt er aber zu dem Resultate, daß „die Querschnittsgröße des leitenden Gewebes den Bedürfnissen der Transpiration und Wasserleitung nicht genau entspricht, wenn auch im großen und ganzen die Ausbildung der leitenden Gewebe in einer diesen Funktionen vorteilhaften Quantität erfolgt.“

Mir scheinen aber die Messungen von Schwarz mehr eine Stütze für, als ein Beweis gegen die gefäßbildende Wirkung der Transpiration zu sein, da man naturgemäß bei solchen Messungen nur Annäherungswerte erwarten kann. Denn eine ganz „vollkommene und bis ins einzelne gehende“ Messung der Fläche, die auf einem gegebenen Querschnitte an der Wasserleitung beteiligt ist, erscheint kaum durchführbar, da, von anderen Fehlerquellen abgesehen, sehr leicht Gefäße resp. Tracheiden mit in Rechnung gezogen werden können, die aus irgend einem äußerlich nicht konstatierbaren Grunde funktionslos geworden sind; überdies braucht die Querschnittsgröße eines leitenden Elementes nicht genau proportional seiner Fähigkeit zur Wasserleitung zu sein. Eine ganz

exakte Proportionalität herrscht übrigens auch bei dem mechanischen Gewebe nicht zwischen Querschnittsgröße seiner Elemente und dem Maße der Beanspruchung. Daß aber annäherungsweise die Transpirationsgröße und die Quantität der leitenden Elemente einander proportional sind, gibt Schwarz ja selbst zu.

Ich glaube daher, daß der maßgebende Einfluß der Transpiration auf die Gefäßbildung doch als einigermaßen sichergestellt gelten kann. Ehe wir nun versuchen, zu präzisieren, wie man sich diesen Einfluß etwa zu denken hat, sei nochmals darauf hingewiesen, daß natürlich nur die Transpirationssteigerung in Betracht kommen kann. Wenn ein Organ ausgewachsen ist, und die seiner Transpirationsgröße entsprechende Menge von Gefäßen ausgebildet hat, so liegt, falls die Transpiration des Organes fernerhin konstant bleibt, kein Grund vor, die Gefäßzahl zu erhöhen, solange die Gefäße unvermindert leitfähig bleiben. Wenn daher beim sommerlichen Dickenwachstum vieler Bäume keine oder nur wenig Gefäße mehr entstehen, obwohl die absolute Transpirationsgröße dann größer ist als im Frühjahre, so wird das daraus verständlich, daß mit der fertigen Ausgestaltung der Blätter keine Transpirationssteigerung mehr eintritt, sondern, wie die Befunde v. Höhnels zeigen, eher eine Abnahme.

Weiter ist noch die fast selbstverständliche Einschränkung zu machen, daß die Transpirationssteigerung eine allmähliche sein muß. Plötzliche starke Transpirationssteigerung wird im allgemeinen einfach Welken zur Folge haben müssen, dessen Eintritt überhaupt dokumentiert, daß die Leistungsfähigkeit des Leitgewebes eine beschränkte ist und nicht über ein gewisses Maß hinaus gesteigert werden kann. Aus der Notwendigkeit der allmählichen Steigerung der Transpiration erklärt sich zweifellos auch der negative Ausfall einiger Versuche Küsters (1903, S. 144), Verstärkungen in Blattgefäßbündeln hervorzurufen, die nach dem Durchschneiden des Hauptnerven den Wasserverkehr zwischen der oberen und unteren Blatthälfte zu übernehmen hatten. Auch bei *Torenia* verstärkt sich das Bündel eines Blattes, wenn man es durch geeignet geführte Schnitte in benachbarte Gefäßbündel zu erhöhter Wasserleitung zu zwingen sucht, nicht; es verstärkt sich aber, wie wir gesehen haben, gewaltig, wenn mit dem Auftreten blattbürtiger Sprosse auf ihm eine Erhöhung der Ansprüche an seine wasserleitende Tätigkeit allmählich vor sich geht. So verwelkt auch ein ans Land gebrachtes und nur noch mit den Wurzeln in Wasser

tauchendes Exemplar der Wasserform von *Polygonum amphibium*, weil seine Bündel der plötzlichen Mehrinanspruchnahme nicht gewachsen sind; und doch wissen wir gerade in diesem Falle, daß die Bündel von der Pflanze sehr erheblich stärker und den Anforderungen des Landlebens durchaus genügend ausgebildet werden können, wenn eben die Transpirationssteigerung allmählich geschieht.

So ergeben unsere Untersuchungen die große Wahrscheinlichkeit der Annahme, daß der gefäßbildende Einfluß der wachsenden Blätter in einer Transpirationssteigerung besteht. Wir haben nun zu untersuchen, wodurch dieser Einfluß stärkerer Transpiration auf die gefäßbildende Tätigkeit des Kambiums vermittelt wird. Zu sagen, infolge der erhöhten Wasserverdampfung durch die Blätter sei ein Bedürfnis nach Vermehrung der zuleitenden Bahnen da, und dies Bedürfnis wirke als Reiz auf das Kambium, bringt uns, wie wir sahen, nicht weiter.

Es sind da theoretisch verschiedene Möglichkeiten denkbar. Wieler (1892, S. 83) meint: „Wird die Ausbildung des Frühlingsholzes in Beziehung gesetzt zur Transpiration, so muß notwendig auf den Wassergehalt des Holzes und auf das Verhältnis von zugeführtem und abgegebenem Wasser zurückgegangen werden". Und auch Schwarz (1899, S. 363) äußert sich in ähnlichem Sinne: „Sollte die Größe der Transpiration für die Bildung des Leitungsgewebes maßgebend sein, so könnte dies doch nur dadurch vermittelt werden, daß infolge der größeren Transpiration im Stamme resp. in der Kambialregion durchschnittlich entweder eine größere oder eine geringere Wassermenge vorhanden wäre und diese Differenzen für das Wachstum und die weitere Ausbildung der Zellen ausschlaggebend wären".

Nehmen wir einmal an, — indem wir zunächst davon absehen, daß die Transpiration durchaus nicht allein durch Vermittlung von Wassergehaltsschwankungen auf das Kambium einzuwirken vermag, sowie davon, daß ein paralleler Verlauf von Wasserschwankungen und Gefäßbildungsperioden, worauf schon Jost (1893, S. 118) hinweist, bisher noch nicht nachgewiesen ist — daß in der Tat der jeweilige Wassergehalt der Kambiumzellen die Qualität der von ihnen nach innen zu gelieferten Produkte bestimmte, so sind zwei Fälle denkbar: die Gefäßbildung könnte durch Erhöhung oder durch Erniedrigung des Wassergehaltes im Kambium veranlaßt werden. Die letztere Annahme, daß geringer Wassergehalt die Gefäßbildung fördere, ist meines Wissens nie

vertreten worden; Schwarz (1899, S. 364) lehnt sie ausdrücklich ab. Sie wird auch ohne weiteres durch das Verhalten von Pflanzen widerlegt, die an sehr trockenen Standorten gedeihen und kultiviert werden, und deren Zuwachs ausnahmslos gefäßarm ist.

Dagegen ist die andere Annahme, daß erhöhter Wassergehalt der Kambiumzellen reichliche Gefäßbildung zur Folge habe, verschiedentlich geäußert und vertreten worden. Schon Strasburger (1891, S. 949) erörtert die Möglichkeit, „daß der Wasserüberschuß des Frühjahrs zugleich auch schon als Reiz auf die Cambiumthätigkeit einwirkt und zur Bildung weitlumigerer Elemente anregt." Auch Hartig, Wieler und Schwarz halten eine Mitwirkung dieses Faktors bei der Bildung leitender Elemente für wahrscheinlich, und Lutz (1895) sieht in ihm geradezu die Hauptursache der Frühholzentstehung auf Grund des von ihm erbrachten Nachweises, „daß in einem und demselben Jahrring, dem schroffen Wechsel von Regen- und Trockenzeiten während einer Vegetationsperiode entsprechend, auf Tracheiden von großem radialen Durchmesser solche von geringer radialer Streckung folgen, ja daß Frühlings- und Herbstholz mehrmals miteinander abwechseln können."

Wenn nun auch nicht geleugnet werden soll, daß der Wassergehalt an sich als formativer Faktor in Betracht kommen kann, so scheint mir doch die Vorstellung, daß hoher Wassergehalt Gefäßbildung zur Folge hat, unhaltbar zu sein. Sehen wir doch, daß gerade bei den wasserreichsten Gewächsen, den Wasserpflanzen und den Succulenten, die Gefäßbildung äußerst rudimentär ist. Vor allem aber spricht gegen die erwähnte Vorstellung die durch zahlreiche Experimente sichergestellte Tatsache, daß ein- und dieselbe Spezies sehr viel weniger Gefäße erzeugt, wenn sie in nassem Boden und in feuchter Luft kultiviert wird, als wenn man sie ceteris paribus in trockener Luft hält, obwohl doch ohne Zweifel der Wassergehalt aller Zellen im ersteren Falle mindestens ebenso groß ist als im zweiten.

Wassergehaltsschwankungen infolge von Intensitätsschwankungen der Transpiration können also nicht die Ursache für das Eintreten oder Ausbleiben der Gefäßbildung sein. Damit sind auch Versuche, diese auf Schwankungen in der Konzentration der anorganischen oder organischen Nährstoffe zurückzuführen, von vornherein abgewiesen.

Nun sind aber die Wassergehaltsdifferenzen durchaus nicht etwa das einzige mögliche Mittel, durch das die gefäßbildende

Wirkung der Transpiration vermittelt werden könnnte. Man könnte z. B. auch an eine stoffliche Übermittelung denken, etwa derart, daß durch die Transpirationstätigkeit in den transpirierenden Zellen abgesehen von Konzentrationsänderungen stoffliche Umsetzungen vor sich gingen, die sich auf die angrenzenden nicht direkt selbst transpirierenden Zellen und schließlich auf das Kambium übertrügen, dieses also auf dem Wege einer stofflichen Reizung zur Gefäßbildung anregend. Wieler (1898, S. 96) hat ähnliches angenommen, nur läßt er die von den Blättern zu dem Kambium hinwandernden Reizstoffe nicht speziell durch die Transpirationstätigkeit entstanden sein. Es wäre aber auch möglich, daß sich in den transpirierenden Zellen ein nicht auf stofflichen Änderungen beruhender Reizzustand herstellte, der durch Reizübertragung vermittels der Plasmodesmen von Zelle zu Zelle bis zum Kambium weitergeleitet würde und in den Elementen des letzteren einen Zustand hervorriefe, der die Gefäßbildung zur Folge hat.

Beiden Vorstellungen gegenüber ist zu bemerken, daß zunächst ihre Prämissen, die Bildung gewisser Stoffe, die nur unter dem Einflusse der Transpiration entstehen, resp. die Erregung eines Reizzustandes in der transpirierenden Zelle infolge der Transpiration, rein hypothetisch sind. Beide sind ferner notwendig mit der Annahme verbunden, daß die gefäßbildend wirkende Transpirationssteigerung unbedingt veranlaßt sein muß durch lebende Organe, die mit dem Kambium in direktem, durch lebende Zellen vermitteltem Zusammenhange stehen. Beide wären also abzuweisen, wenn es zu zeigen gelänge, daß auch eine anderweit hervorgerufene Transpirationssteigerung Gefäßneubildung zur Folge hat.

Meine Versuche, dies dadurch zu erweisen, daß ich nach einer früher (Winkler 1905, S. 31) beschriebenen Methode die transpirierende Laubfläche durch einen transpirierenden Gipspilz ersetzte, haben allerdings noch wenig Erfolg gehabt, vor allem weil es nicht gelang, den Versuch lange genug fortzusetzen, ohne daß rein mechanische Gefäßverstopfungen und Ernährungsstörungen eintraten. So muß ich mich darauf beschränken, eine wichtige Beobachtung Strasburgers (1891, S. 953) anzuführen, die den erwähnten Versuch bis zu einem gewissen Grade ersetzt. Sie betrifft den Ast einer *Robinia pseudacacia*, der ein starkes Exemplar von *Viscum* trug. Er war 2,3 cm dick und bis an das *Viscum* heran, das seiner Oberseite entsprang, abgestorben. Auch weiter abwärts trug er keine Seitenzweige mehr. „Da zeigten sich denn, ent-

sprechend dem immergrünen Zustand des *Viscum*, die Jahresringe in den letzten fünf Jahren kaum mehr markirt. Der Zuwachs des Astes war nur schwach, erfolgte vorwiegend an der das *Viscum* tragenden Oberseite und, was besonders hervorzuheben ist, bestand ganz vorwiegend nur aus Gefäßen, während die dickwandigen Elemente kaum vertreten waren."

Nun besteht, wie bekannt, der ganze Einfluß des *Viscum* auf seinen Wirt darin, daß es ihm Wasser entnimmt. Organische Substanz entzieht es dem Wirte nicht, soweit sie nicht im Gefäßwasser gelöst ist; denn seine Senker sind (Peirce 1893, S. 317; Strasburger 1901, S. 599) frei von Siebröhren, und da, wo die Senker die Siebregion des Wirtes durchsetzen, verdicken sich ihre Zellen stark und tüpfelfrei, sodaß zwischen Wirt und Parasit abgesehen von der Wasserentnahme kaum ein Stoffaustausch möglich ist. Ferner existieren auch zwischen den Zellen des *Viscum* und des Wirtes keine Plasmodesmen (Kienitz-Gerloff 1891, S. 65; Kuhla 1900, S. 50; Strasburger 1901, S. 600), es werden im Gegenteil sogar, wie Strasburger sagt, „alle Versuche des Wirthes, durch Tüpfel und Plasmaverbindungen in Beziehung zu den inhaltsreichen Zellen des Senkers zu treten, abgewiesen".

Wenn nun trotzdem in dem an sich gänzlich unbelaubten Robinienzweige, der gar keine eigenen Anhangsorgane mehr trägt, ein Dickenwachstum, noch dazu ein auffallend gefäßreiches Dickenwachstum eintrat, so kann die Ursache dieser Gefäßbildung jedenfalls nicht in der Übermittlung stofflicher oder kinetischer Reize von den transpirierenden Blättern aus liegen, sondern einzig und allein in der Aufrechterhaltung und jährlichen Steigerung der Transpiration, deren Einfluß auch darin zutage tritt, daß die an sich bei *Robinia* deutlich erkennbare Jahresringstruktur zugunsten einer gleichmäßigen Gefäßverteilung verlassen wurde, zweifellos „entsprechend dem immergrünen Zustande des *Viscum*". Da also hier keinerlei Stoffaustausch und keinerlei Reizleitung durch Plasmodesmen stattfindet, ist es in der Tat so, als wenn auf dem *Robinia*-Ast ein transpirierender Gipspilz angebracht gewesen wäre, der die Transpiration auch nach dem Verlust der Laubfläche in dem Aste aufrecht erhält und allein dadurch schon Gefäßbildung bewirkt.

So erscheint es denn am wahrscheinlichsten, daß der gefäßbildende Einfluß der Transpiration nicht vermittelt wird durch irgend eine Zustandsänderung, die diese in den transpirierenden Organen hervorruft, sondern durch Beeinflussung der Leitungsbahnen selbst.

In diesen müssen je nach der Intensität der Transpiration Zustandsänderungen eintreten, die auf das Kambium übertragen werden und dessen Tätigkeit qualitativ und vielleicht quantitativ beeinflussen. Von Anfang an hat Strasburger (1891, S. 948) die Auffassung vertreten, daß „die in den Wasserbahnen herrschenden Umstände einen ganz bestimmten correlativen Reiz auf die in Entwicklung begriffenen Elemente ausüben und die Art ihrer Entwicklung bestimmen“. In welcher Weise dieser qualitätsbestimmende Einfluß der tätigen Wasserbahnen sich äußert, läßt er dahin gestellt, neigt aber, wie erwähnt, dazu, Wassergehaltsdifferenzen als das vermittelnde Moment anzusprechen.

Wir haben aber wahrscheinlich gemacht, daß Wassergehaltsschwankungen in den Kambiumzellen nicht das Ausschlaggebende sein können. Also muß irgend ein anderer Faktor maßgebend sein, der parallel mit der Transpirationsintensität in den Wasserbahnen steigt und fällt. Meines Erachtens kann das nichts anderes sein als der Grad der Inanspruchnahme der Gefäße. Je stärker die Transpiration ist, ein um so größerer Wasserstrom durchfließt die Pflanze, um so mehr wird also die leitende Tätigkeit ihrer Tracheen und Tracheiden in Anspruch genommen, und wir können daher die gefundene Abhängigkeit der Gefäßbildung von der Transpiration auch so ausdrücken, daß wir sagen: die Menge von Gefäßen, die das Kambium in einem gegebenen Moment erzeugt, ist bestimmt durch den Grad der Inanspruchnahme der vorhandenen Gefäße.

Damit kämen wir scheinbar zu der Annahme, daß die Gefäßbildung die Wirkung eines funktionellen Reizes sei. So ist sie wohl auch z. B. von Pfeffer (1901, S. 203, Anm. 1) aufgefaßt worden, der „die bessere Ausbildung der Leitbahnen durch Steigerung der Wasserleitung“ als „Beispiel für die Reizwirkung einer Einzelfunktion“ anführt. Auch Küster (1903, S. 147) erblickt darin „eine Wirkung der gesteigerten Inanspruchnahme, einer Aktivitätshyperplasie“.

Wenn wir uns indessen die Wirkungsweise eines funktionellen Reizes näher überlegen, so zeigt es sich, daß die Anwendung dieses Begriffes auf unseren Fall gewissen Schwierigkeiten unterliegt, und daß hier die Verhältnisse erheblich komplizierter liegen. Denn von funktionellem Reiz, so wie er gewöhnlich definiert und verstanden wird, kann man streng genommen nur dann reden, wenn das Gewebe selbst, das zu Mehr- (oder Minder)-Leistungen veranlaßt wird, direkt reagiert (vgl. dazu Driesch 1901, S. 194). So ist es

auch in den bekannten Beispielen der Anordnung der Spongiosabälkchen im tierischen Knochen, bei der Aktivitätshyperplasie der einen Niere nach Exstirpation der anderen, bei der Verstärkung der Zellwände infolge erhöhter mechanischer Beanspruchung, bei der Entstehung von Speichergewebe bei übermäßigem Zufluß von Nährstoffen aus den überfüllten Zellen selbst und in zahlreichen anderen Fällen, denen allen gemeinsam ist, daß das zu Mehrleistungen gezwungene Gewebe selbst auf den Reiz mit Neubildung wesensgleicher Elemente reagiert.

Aber bei der Vermehrung der Gefäßzahl infolge der gesteigerten Inanspruchnahme der vorhandenen Leitungsbahnen reagiert mit Neubildung von Gefäßen das Kambium, das an sich mit der Wasserleitung nicht das Geringste zu tun hat. Wir können daher streng genommen hier nicht von funktionellem Reiz und Aktivitätshyperplasie reden oder müssen wenigstens unterscheiden zwischen direktem funktionellem Reiz (oder Aktivitätshyperplasie im engeren Sinne) und indirektem funktionellem Reiz (oder Aktivitätshyperplasie im weiteren Sinne), wobei ersterer dadurch charakterisiert wäre, daß das zu Mehrleistungen gezwungene Gewebe direkt selbst mit Vermehrung seiner Elemente reagiert, letzterer dadurch, daß ein nicht direkt selbst gereiztes Gewebe reagiert. Dahin also würde auch die Neubildung von Gefäßen bei einem gewissen Grade der Inanspruchnahme der vorhandenen gehören.

Es ist klar, daß in Fällen indirekter funktioneller Reizung eine Reizübertragnng von dem gereizten Gewebe zu dem reagierenden stattfinden muß, in unserem Falle also von den tätigen Gefäßen zu den Kambiumzellen. Dabei sind zwei Möglichkeiten denkbar: die Reizleitung könnte erfolgen auf rein mechanischem Wege ohne Beteiligung lebender Zellen oder aber durch Vermittluug lebender Elemente. Welche von den beiden Möglichkeiten zutrifft, läßt sich vorerst kaum definitiv entscheiden. Doch ist, was nach unseren Erörterungen über den Einfluß von Wassergehaltsschwankungen usw. kaum näher auseinandergesetzt zu werden braucht, die Wahrscheinlichkeit durchaus für die notwendige Beteiligung lebender Zellen. In diesem Zusammenhange gewinnt die Tatsache neue Bedeutung, daß alle tätigen Gefäße, die ja selbst abgestorben sind, unmittelbar an lebende, durch Tüpfel mit ihnen in Verbindung stehende Zellen grenzen, die in lückenloser Kontinuität und auf dem kürzesten Wege eine direkte Verbindung zwischen den Gefäßen und dem Kambium herstellen.

Wir werden uns den Vorgang etwa so vorstellen dürfen, daß die unmittelbar an tätige Gefäße grenzenden lebenden Zellen, die ja vielleicht selbst direkt an der Wasserleitung aktiv beteiligt sind, Zustandsänderungen erfahren, die mit der Größe des von den Gefäßen transportierten Wasserstromes schwanken, und die sich durch die benachbarten lebenden Zellen bis zum Kambium fortpflanzen und hier die Kambiumzellen in einen Zustand versetzen, der die Entstehung einer Gefäßtochterzelle zur Folge hat. Insbesondere die Markstrahlen dürften hiernach als reizleitendes Gewebe anzusehen sein, unbeschadet natürlich der Bedeutung, die sie sonst für radiale Stoffleitung, Stoffspeicherung usw. besitzen. Vielleicht würde eine anatomisch-physiologische Durchforschung des Markstrahl- und Holzparenchymgewebes nach den angedeuteten Gesichtspunkten noch mancherlei Anhaltspunkte für die Ansicht ergeben, daß eine der Aufgaben, die dem in lückenloser, weitverzweigter Kontinuität den ganzen toten Holzkörper durchziehenden System von lebenden Elementen zukommt, die der Reizübertragung zur Regulierung der Gefäßbildung ist; es hat gewissermaßen das Kambium zu orientieren über die im Innern des Stammes herrschenden Zustände, speziell über die Leitungsfähigkeit und Inanspruchnahme der jeweils vorhandenen tätigen Leitbahnen. Daß der ganze Vorgang rein mechanisch und nicht etwa so verläuft, daß die Kambiumzellen nun je nach der Art des ihnen zugeführten Reizes „entscheiden“, ob es zweckmäßig oder nicht sei, unter den gegebenen Bedingungen eine Gefäßzelle oder ein anderes Element zu liefern, wurde schon angedeutet und ist selbstverständlich.

Die Anwendung der so gewonnenen Gesichtspunkte zur Erklärung der im vorstehenden herangezogenen Beispiele und vor allem zu der des Verhaltens unserer eingeschalteten Blattstiele liegt so auf der Hand, daß ich sie nicht ausführlich darzulegen brauche. Nur darauf sei hingewiesen, daß, wie die Neuentstehung eines Kambiumringes aus differenzierten Parenchymzellen im eingeschalteten Stiele lehrt, der von den Nachbarzellen der tätigen Gefäße ausgehende Reiz unter Umständen nicht nur von den Kambiumzellen, sondern auch von anderen Gewebselementen perzipiert werden und ihre Umgestaltung zu Kambium- und schließlich Gefäßzellen bewirken kann.

Tübingen, Botanisches Institut. April 1907.

Literatur-Verzeichnis.

Barth, F. (1896), Anatomie comparée de la tige et de la feuille des Trigoniacées et des Chaillétiacées (Dichopétalées). Thèse Genf 1896.

Berge, H. (1876), Entwicklungsgesch. von *Bryophyllum calycinum*. Diss. Zürich 1876.

Bernard, N. (1902), Etudes sur la tubérisation. Rev. de Botanique, Bd. 14, 1902, S. 5.

Böhm, J. (1879), Über die Funktion der vegetabilischen Gefäße. Botan. Zeitung, Bd. 37, 1879, S. 225.

Burgerstein, A. (1904), Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904.

de Candolle, A. (1859), Mémoire sur la famille des Bégoniacées. Ann. d. sciences natur., 4. sér., Botanique, Bd. II, 1859, S. 135—192.

de Candolle, C. (1890), Recherches sur les inflorescences épiphylles. Mém. de la soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, Vol. supplém. 1890, Nr. 6.

v. Derschau, M. (1893), Einfluß von Kontakt und Zug auf rankende Blattstiele. Diss. Leipzig 1893.

Driesch, H. (1901), Die organischen Regulationen. Leipzig 1901.

Duchartre, P. (1853), Note sur des feuilles ramifères de Tomates. Ann. d. sciences nat., 3. sér., Botanique, Bd. 19, 1853, S. 241—251.

— (1886), Note sur un Bégonia qui produit des inflorescences épiphylles. Bull. de la Soc. bot. de France, Bd. 33, 1886, S. 86—91.

Eberhardt, P. (1902), Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. Ann. d. sc. nat., 8. sér., Botan., Bd. 18, 1902, S. 61—153.

Fischer, A. (1886), Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren. Ber. üb. d. Verhandl. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig. Math.-phys. Kl., Bd. 38, 1886, S. 291—336.

Gain, E. (1895), Recherches sur le rôle physiologique de l'eau dans la végétation. Ann. d. sciences nat., 7. sér., Botanique, Bd. 20, 1895, S. 63—223.

Goebel, K. (1901), Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.

— (1902), Über Regeneration im Pflanzenreich. Biolog. Centralbl., Bd. 22, 1902, S. 385.

— (1903) Weitere Studien über Regeneration. Flora, Bd. 92, 1903, S. 132—146.

— (1904) Regeneration bei *Utricularia*. Flora, Bd. 93, 1904, S. 98—126.

— (1905) Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, Bd. 95, 1905, S. 384—411.

Goumy, E. (1905), Recherches sur les bourgeons des arbres fruitiers. Ann. d. sciences nat., 9. sér., Botanique, Bd. 1, 1905, S. 135—246.

Haberlandt, G. (1902), Culturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Math.-nat. Kl., Bd. 111, Abt. I, 1902, S. 69—91.

— (1904) Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., Leipzig 1904.

Hansen, A. (1881), Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. Senckenberg. naturf. Gesellsch., Bd. 12, 1881, S. 147—199.

Hartig, R. (1901), Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Berlin 1901.

v. Höhnel, F. (1879), Über die Wasserverbrauchsmengen unserer Forstbäume mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. Forsch. a. d. Gebiete d. Agrikultur-Physik, Bd. 2, 1879, S. 398—421.

Houlbert, C. (1893), Recherches sur la structure comparée du bois secondaire dans les apétales. Ann. d. sciences nat., 7. sér., Botanique, Bd. 17, 1893, S. 1—183.

Jodin, H. (1900), Structure asymétrique du pétiole des feuilles composées privées de certaines folioles à l'état jeune. Assoc. franç. pour l'avancement d. sciences, 1900

Jost, L. (1891), Über Dickenwachstum und Jahresringbildung. Botan. Zeit., Bd. 49, 1891, S. 485.

Jost, L. (1893), Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und der Gefäßbildung in der Pflanze. Bot. Zeit., Bd. 51, 1893, 1. Abt., S. 98—138.

Kerner, A. (1898), Pflanzenleben. Bd. 2, Leipzig 1898.

Kienitz-Gerloff, F. (1891), Die Plasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze. Bot. Zeit., Bd. 49, 1891, S. 1.

Knight, A. (1841), A selection from the physiological and horticultural papers. London 1841.

Kny, L. (1904), Über die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem der Pflanze. Naturwiss. Wochenschr., N. F., Bd. 3, 1904, S. 369—374.

Koch, E. (1895), Über die systematische Bedeutung der anatomischen Charaktere der Scrophulariaceen. Diss., Erlangen 1895.

Kohl, G. (1886), Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886.

Kuhla, F. (1900), Die Plasmaverbindungen bei *Viscum album*. Bot. Zeit., Bd. 58, 1900, I. Abt., S. 29—58.

Küster, E. (1899), Über Stammverwachsungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, 1899, S. 487—511.

— (1903) Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.

v. Lazniewski, W. (1896), Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen. Flora, Bd. 82, 1896, S. 224—267.

Lindemuth, H. (1903), Vorläufige Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sproß bildung auf Blättern (Blattstecklingen). Gartenflora, Bd. 52, 1903, S. 479—485.

Lukasch, J. (1894), Die blattbürtigen Knospen von *Tolmiea Menziesii* (Tor. et A. Gray). Progr. d. k. k. Staats-Ober-Gymnasiums zu Mies, 1894.

Lutz, G. (1895), Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Fünfstücks Beitr. z. wiss. Bot., Bd. 1, 1895, S. 1—80.

Markfeldt, O. (1885), Über das Verhalten der Blattspurstränge immergrüner Pflanzen beim Dickenwachstum des Stammes oder Zweiges. Flora, Bd. 68, 1885, S. 33.

Mathuse, O. (1906), Über abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Diss., Berlin 1906.

Meisner, F. (1836), Über Blattbulbillen. Ber. üb. d. Verhandl. d. naturf. Gesellsch., Basel, Bd. 2, 1836, S. 42—43.

Mer, E. (1886), Des modifications de structure subies par une feuille de Lierre agée de sept ans, détachée du rameau et enracinée. Bull. de la soc. bot. de France, Bd. 33, 1886, S. 136—141.

Meyer, A. (1867), Entwickelung von *Atherurus ternatus* (Blume). Diss., Bonn 1867.

Montemartini, L. (1904), Sulla relazione tra lo sviluppo della lamina fogliare e quello dello xilema delle traccie e nervature corrispondenti. Atti d. r. Istituto botan. di Pavia. N. S., Bd. 10, 1904, 4 S.

Oger, A. (1892), Etude expérimentale de l'action de l'humidité du sol sur la structure de la tige et des feuilles. Comptes rend. de l'acad. Paris, Bd. 115, 1892, S. 525—527.

Pauly, A. (1905), Darwinismus und Lamarckismus. München 1905.

Peirce, J. (1893), On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites. Ann. of Botany, Bd. 7, 1893, S. 291.

— (1904) Notes on the Monterey pine. Botan. Gazette, Bd. 37, 1904, S. 448—455.

Pfeffer, W. (1897, 1901), Pflanzenphysiologie. Leipzig, Bd. 1, 1897; Bd. 2, 1901.

Poiteau, M. (1840), Boutures de feuilles. Rev. horticole, Bd. 4, 1840, S. 355.

Prunet, A. (1891), Recherches sur les noeuds et les entre-noeuds de la tige des dicotylédones. Ann. d. sciences natur., 7. sér., Botanique, Bd. 13, 1891, S. 297—373.

Riehm, E. (1905), Beobachtungen an isolierten Blättern. Diss. Halle 1905.

Rosendahl, O. (1905), Die nordamerikanischen *Saxifraginae* und ihre Verwandtschafts-Verhältnisse in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Engl. bot. Jahrb. Bd. 37, 1905, Beibl. Nr. 83, S. 1—87.

Rosentahl, M. (1904), Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen. Wiss. Beil. z. Jahresber. d. I. Realsch. Berlin, Ostern 1904.

Schenck, H. (1884), Über Structuränderungen submers vegetirender Landpflanzen. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 2, 1884, S. 481—486.

Schwarz, F. (1899), Physiologische Untersuchungen über Dickenwachstum und Holzqualität von *Pinus silvestris*. Berlin 1899.

Strasburger, E. (1891), Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891.

— (1901) Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36, 1901, S. 493—610.

Téodoresco, C. (1899), Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. Rev. gén. de Botan., Bd. 11, 1899, S. 445—470.

Thomas, J. (1900), Anatomie comparée et expérimentale des feuilles souterraines. Rev. gén. de Bot., Bd. 12, 1900, S. 394.

Thouvenin, M. (1890), Recherches sur la structure des Saxifragacées. Ann. d. sciences natur., 7. sér., Botanique, Bd. 12, 1890, S. 1—174.

Trelease, W. (1904), An ecologically aberrant Begonia. Miss. bot. garden, 15. ann. rep., 1904, S. 79—81.

Treub, M. (1883), Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, Bd. 3, 1883, S. 44—75.

Vöchting, H. (1878), Über Organbildung im Pflanzenreiche. Bd. I, Bonn 1878.

— (1899) Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34, 1899, S. 1—148.

— (1902) Zur experimentellen Anatomie. Nachr. d. Gesellsch. d. Wissensch., Göttingen, Math.-phys. Kl., 1902, 6 S.

de Vries, H. (1890), Über abnormale Entstehung secundärer Gewebe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 22, 1890, S. 35—72.

Wakker, H. (1885), Onderzoekingen over adventieve knoppen. Diss., Amsterdam 1885.

Wieler, A. (1892), Über Beziehungen zwischen dem secundären Dickenwachsthum und den Ernährungsverhältnissen der Bäume. Tharandter forstl. Jahrb., Bd. 42, 1892, S. 72.

— (1898) Über die jährliche Periodicität im Dickenwachsthum des Holzkörpers der Bäume. Tharandter forstl. Jahrb., Bd. 48, 1898, S. 39—139.

Wildt, W. (1906), Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln und deren Ausbildung in verschiedenen Nährböden. Diss., Bonn 1906.

Winkler, H. (1902), Über die nachträgliche Umwandlung von Blüthenblättern und Narben in Laubblätter. Ber. d. deutsch. botan. Gesellsch., Bd. 20, 1902, S. 494—501.

— (1903) Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. 21, 1903, S. 96—107.

— (1905) Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, I. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, 2. sér., Bd. 5, 1905, S. 1—52.

Worgitzky, G. (1887), Vergleichende Anatomie der Ranken. Flora, Bd. 70, 1887, S. 2.

Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement.

Von

Hans Fitting.

Abschnitt I. Theoretische Ausgangspunkte der Untersuchung.

Zu wiederholten Malen drängte sich mir in den letzten Jahren von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus die Frage auf, wie weit aus einer lokalisierten Empfindlichkeit gegen einen äußeren Reizanlaß, die sich in einer bestimmten Reaktionsqualität, z. B. einem Tropismus oder einer Nastie ausspricht, gefolgert werden könne, daß das Perzeptionsvermögen überhaupt für den Reizanlaß in dem Organe lokalisiert sei. Den Ausgangspunkt dieser Überlegungen bildeten meine Beobachtungen an den allseits kontaktempfindlichen, aber nur einseitig haptotropisch empfindlichen Ranken; genau formuliert habe ich das auch für die allgemeine Biologie bedeutungsvolle Problem zum ersten Male in meiner zusammenfassenden Abhandlung über die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen (Fitting 1905, S. 759 ff.; 1907, S. 65 ff.) und dort auch die Wege angedeutet, die zu seiner Lösung führen könnten. — So zwingend die tropistische oder nastische usw. Reaktionsbefähigung für einen Reizanlaß das Bestehen eines Perzeptionsvermögens für diesen Anlaß beweist, so darf doch umgekehrt aus dem Mangel einer tropistischen oder nastischen usw. Empfindlichkeit niemals ein Schluß auf die Abwesenheit eines Perzeptionsvermögens gezogen werden, da ja schon der Ausfall eines einzigen Gliedes im ganzen Reizvorgange, vom ersten Gliede des sensorischen Prozesses bis zum letzten, der Reaktion, genügt, um den Reizerfolg zu verhindern. Dieser Gedankengang, der sich übrigens auch in Pfeffers Physiologie wiederholt findet, besteht natürlich, was bisher meist nicht beachtet wurde, auch in denjenigen Fällen zu Recht, wo der Nachweis einer Lokalisation der tropistischen, nastischen usw. Empfindlichkeit erbracht werden kann. Deshalb darf eine

solche Lokalisation niemals allein als Beweis für die Lokalisation des Perzeptionsvermögens schlechthin benutzt werden, wie es bisher fast stets geschah. Vielmehr ist es sehr wohl denkbar, daß die tropistische Empfindlichkeit, die, wie die meisten anderen, in auffälligen Bewegungen sich aussprechenden Empfindlichkeiten als Anpassung erworben worden sein könnte, auf eine eng umschriebene Stelle beschränkt wurde, ohne damit den Verlust des Perzeptionsvermögens in den übrigen Organteilen nach sich zu ziehen. Dies kann z. B. dadurch erreicht sein, daß eben nur durch Reizung jener in gewissem Sinne bevorzugten Stelle, der angeblich allein „empfindlichen“, die ganze Kette des tropistischen Reizvorganges in Tätigkeit gesetzt wird, nicht aber durch Reizung der übrigen Organteile, die deshalb als unempfindlich bezeichnet werden, wie es ja bei den einseits haptotropischen Ranken sich so anschaulich zeigen läßt. Ebenso wie bei ihnen die tropistische Empfindlichkeit an anderer Stelle lokalisiert ist als die „Hemmungs“empfindlichkeit, so wäre es in gleicher Weise möglich, daß bei einer anderen Pflanze etwa die tropistische Sensibilität einer anderen, enger oder weiter umgrenzten Stelle zukommt, wie die taktische oder irgend eine andere Empfindlichkeit.

Nur wenigen Nachdenkens bedarf es, um zu sehen, daß diese Überlegungen, in ihren Konsequenzen weiter verfolgt und durch Versuche als richtig bestätigt, manches anders auffassen lehren könnten, als es zur Zeit der Fall ist. So würden unter anderem erst hierdurch die richtigen Grundlagen zur Beurteilung der Frage geschaffen, ob es besondere lokalisierte „Sinnesorgane“ bei den Pflanzen gibt und worin ihre etwaige Bedeutung besteht; ob verschiedenen Reaktionsarten gegenüber einem und demselben Reizanlasse auch jeweils verschiedene Perzeptionsarten entsprechen oder ob nicht vielmehr das Perzeptionsvermögen gegenüber einem Reizanlasse, sofern die sämtlichen, für die Perzeption nötigen Bedingungen erfüllt sind, stets oder doch wenigstens in sehr vielen Fällen gleich ist, und ob nicht die Besonderheiten der verschiedenen Empfindlichkeiten hauptsächlich in den Besonderheiten der Reizverkettung und der Reizreaktion beruhen. Ehe über diese Fragen das Experiment entschieden hat, ist es z. B. billig, zu behaupten, daß bei den Ranken die „haptotropische“ Perzeption anders geartet sei als die „Hemmungs“perzeption, und dies um so mehr, als äußerlich alles, wie ich gezeigt habe (Fitting 1903, S. 558 ff.), für die Gleichheit dieser Perzeptionsvorgänge spricht!

Wie leicht einzusehen, läuft das von mir aufgeworfene Problem, ob die Lokalisation einer Empfindlichkeit einen Schluß erlaube auf die entsprechende Lokalisation aller anderen, durch denselben Reizanlaß nachweisbaren Empfindlichkeiten, im Grunde genommen auf die Fragen hinaus: 1. Ist das Plasma aller lebenden Zellen der höheren, vielzelligen Pflanzen (soweit es sich nicht im Zustande der Inaktivität oder des Absterbens befindet) noch ebenso für die verschiedenartigsten Außeneinflüsse reizbar wie das der niedersten, einzelligen Pflanzen, und kann überhaupt die Reizbarkeit, d. h. das Perzeptionsvermögen, für diesen oder jenen „Außenreiz" in manchen lebenden Zellen oder Zellenteilen (z. B. auch der Einzelligen) mit fortschreitender Differenzierung und Arbeitsteilung ganz verloren gehen? und 2. Sind die Besonderheiten der verschiedenen Empfindlichkeiten gegenüber einem und demselben Reizanlasse, wie sie in verschiedenen Reizreaktionen zum Ausdrucke kommen, nicht vielleicht hauptsächlich oder doch in sehr vielen Fällen durch die an den eigentlichen Perzeptionsprozeß sich anschließenden, neuen Glieder des Reizvorganges bedingt, durch Glieder, die zusammen mit der zunehmenden Organisationskomplikation auch schon bei den Einzelligen, etwa als Anpassungen erworben, entstanden gedacht werden können?

Daß solche Fragestellungen durchaus berechtigt sind, scheint mir nicht zweifelhaft, wenn man erwägt, daß doch zurzeit nach den üblichen Vorstellungen über das Wesen der lebenden Substanz die Reizbarkeit gegenüber den verschiedenartigsten Einflüssen als das wichtigste Kriterium alles Lebendigen hingestellt wird, und wenn man einige Tatsachen aus tierphysiologischem Gebiete ins Auge faßt, die für die Biologie und für die Reizphysiologie von sehr großer Bedeutung sind. Sie beziehen sich auf eine Anzahl von Tieren aus ganz verschiedenen Hauptgruppen des Tierreiches, selbst aus der der Wirbeltiere, und zwar auf Tiere, bei denen die Reaktionsapparate auf äußere Reizanlässe in denkbar weitestem Maße in Sinnesorgane, sensible Nerven, Zentralorgan, motorische Nerven und Muskeln differenziert sind, und bei denen auch die übrigen Zellkomplexe des Körpers ihren Leistungen entsprechend sehr bedeutende Bauverschiedenheiten aufweisen. An solchen Tieren wurde nämlich in exakter Weise der Nachweis erbracht, daß auch Zellen außerhalb der spezifischen Sinnesorgane, selbst sehr einseitig differenzierte, reizbar, d. h. perzeptionsfähig, sind, ja daß durch Reizung solcher Zellen sogar in weiter Entfernung von

der gereizten Stelle Reflexbewegungen ausgelöst werden können, also solche Bewegungen, die durch einen komplizierten Nerv-Muskelapparat vermittelt werden. Das Merkwürdigste aber ist, daß bei verschiedenen dieser Tiere, durch Reizung von Zellen außerhalb der spezifischen Sinnesorgane, ganz die gleichen Reflexreaktionen ausgelöst werden können wie durch Reizung der entsprechenden Sinnesorgane!

Solche Untersuchungen liegen für verschiedenartige äußere Reizanlässe vor, besonders aber für das Licht. Sehr lehrreiche Beispiele stellen nach Nagels Beobachtungen (1896, S. 18ff.), die Weinbergs- und Gartenschnecken *(Helix pomatia* und *Helix hortensis)* dar. Läßt man auf ein solches, ungestört umherkriechendes Tier einen Schatten fallen, so pflegt es heftig zu erschrecken: es zieht seine vier Fühler ein, zuckt mit dem Kopfe zurück, kontrahiert wohl auch seinen ganzen Körper. Diese sehr lebhafte und charakteristische Reaktion trat noch dann fast ebenso deutlich und ebenso plötzlich ein, wenn man das Tier einige Zeit vor dem Versuche der Augen durch Amputation der Fühler gänzlich beraubte. Von noch größerem Interesse sind andere Tiere, die durch einseitig einfallendes Licht zu Richtungsbewegungen veranlaßt werden. Loeb (1894, S. 255ff.) stellte fest, daß gewisse Planarien (*Planaria torva,* vgl. auch die entsprechenden Angaben von Hesse 1897, S. 550, für *Planaria gonocephala*) durch Belichtung in lebhafte Bewegung geraten, die erst wieder aufhört, wenn die Tiere wenig intensiv beleuchtete Stellen gefunden haben. Aus neueren, eingehenderen Untersuchungen von Parker u. Burnett (1901, S. 373ff.) geht hervor, daß bei dem Aufsuchen beschatteter Stellen, wenigstens bei *Planaria gonocephala,* eine echte Richtungsbewegung im Spiele ist: Die Tiere machen eine plötzliche Schwenkung, wenn man von vorn parallel zu ihrer Körperachse Licht einseitig auf sie einfallen läßt, eine Schwenkung, die ausbleibt, wenn das Licht von hinten auf sie fällt. Sie sind demnach, allem Anscheine nach, negativ phototaktisch. Weder bei *Planaria torva* noch bei *Planaria gonocephala* sind diese auffälligen, von Loeb, Hesse und Parker u. Burnett beobachteten Lichtreaktionen abhängig von der Belichtung der Augen: Man kann sie nämlich auch dann noch leicht hervorrufen, wenn man die Tiere quer durchschneidet. Das vordere wie das hintere, augenlose, Stück reagieren in gleicher Weise. Daß nach Loeb die Reaktionszeit des hinteren Teiles etwas größer ist, und daß nach Parker u. Burnett die Schwenkung dieses

Stückes etwas weniger prompt und ausgiebig ist als bei den mit Augen ausgestatteten Teilen oder unverletzten Tieren, tut wenig zur Sache.

Nach Parker (1904, S. 28ff.) ist auch *Rana pipiens* Schreber positiv phototaktisch. Beleuchtet man diese Tiere von der Seite, so stellen sie ihre Körperachsen durch eine Wendung parallel zu den Lichtstrahlen und springen nach der Lichtquelle hin. Auch dieser Reizvorgang, der bei normalen Tieren zum Teil wenigstens durch die Augen vermittelt wird, ist doch nicht an die Sehorgane gebunden. Denn auch noch solche Tiere sind ausgesprochen positiv phototaktisch, denen man die Schnauze, die Augen und die vorderen Gehirnteile weggeschnitten hat, mag man eine künstliche oder eine natürliche Lichtquelle verwenden. Offenbar ist hier die Haut mit ihren Nervenendigungen das Perzeptionsorgan.

Daß es sich bei diesen Reaktionen der Schnecken, Planarien und Frösche nicht etwa um Vorgänge handelt, die durch Wärmestrahlen ausgelöst werden, sondern um Prozesse, deren Anlaß das Licht ist, wird von den genannten Forschern durch Versuche erwiesen und besonders hervorgehoben. Gleiches gilt von den Beobachtungen, auf die ich weiterhin noch hinweisen möchte.

Ähnlich wie *Rana pipiens* verhält sich nach Dubois' Untersuchungen (1890, S. 358ff.) der pigmentlose Olm *(Proteus anguineus)*, dessen Augen bekanntlich sehr reduziert sind. Er bleibt negativ phototaktisch, wenn man ihm auch die Augen verdunkelt. Ja, sogar die Haut des Schwanzes ist lichtempfindlich, da der Olm schon Reflexbewegungen ausführt, wenn man nur ein kleines Stückchen dieses Körperteiles belichtet. Auch der geblendete Wassermolch *(Triton cristatus)* und Küchenschaben *(Blatta germanica)* fliehen nach Graber (1884, S. 296ff.) besonders blaues und ultraviolettes Licht.

Alle diese Beispiele bilden den Übergang zu den zahlreichen Tieren, die infolge von Belichtung oder Beschattung Übergangsreflexbewegungen ausführen oder phototropisch oder phototaktisch sind, überhaupt ohne polar gebaute Augen zu besitzen (vgl. dazu besonders die Arbeiten von Graber 1884, S. 290; Loeb z. B. 1906; Nagel 1896 und Eigenmann 1899), und die damit augenscheinlich demonstrieren, daß auch bei Tieren Richtungsbewegungen nicht an den polaren Bau besonderer Sinnesorgane gebunden zu sein brauchen. —

Auch aus anderen Reaktionen läßt sich die Lichtempfindlichkeit von Gewebeteilen außerhalb der Lichtsinnesorgane bei Augentieren erweisen. Es seien nur einige besonders interessante Fälle herausgegriffen. v. Korányi (1893, S. 6ff.) zeigte, daß Frösche, deren Reflexerregbarkeit durch Bedeckung des bloßgelegten Gehirns mit Fleischextrakt bedeutend gesteigert worden war, Reflexzuckungen machen, wenn man Licht auf einen kleinen Teil des Rückens fallen läßt. Auch das Gehirn selbst ist bei diesen Tieren lichtempfindlich. Nach den Untersuchungen von Moleschott und Fubini (1881, S. 266ff.) scheiden Frösche, Vögel und Säugetiere im Licht mehr Kohlensäure aus als im Dunkeln. Schon die Belichtung der Augen allein ist hinreichend, um diesen Effekt auszulösen. Die Augen sind aber dazu nicht notwendig, da auch die geblendeten Tiere bei Belichtung des Körpers in gleicher Weise reagieren. Ja selbst isolierte Muskeln und Nerven (z. B. das Rückenmark) geben im Licht mehr CO_2 ab als im Dunkeln. Besonders wirksam sind die blauen und violetten Strahlen. Weiter wäre bei den farbenwechselnden Augentieren (z. B. den Tintenfischen, Tritonen, Fröschen u. a.) der Chromatophoren(-Muskeln) in der Haut zu gedenken, die direkt durch Licht gereizt werden können (vgl. die Versuche von Hertel 1906, S. 44ff., hier auch die weitere Literatur). Nach Arnold, Budge, Brown-Séquard und Steinach ist bei Fischen und Amphibien der Irismuskel direkt durch Licht reizbar (vgl. Beer 1901, S. 291). Auch Froschmuskeln sind nach d'Arsonval (1891, S. 319ff.) durch Licht, besonders intermittierendes, reizbar. Nach Uskoff (1879, S. 449ff.) kann die Flimmerbewegung des Oesophagus-Epithels beim Frosch durch farbiges Licht beeinflußt werden[1]). Schließlich wäre hier noch auf die, besonders durch Finsens Tätigkeit bekannt gewordenen Untersuchungen über die Wirkungen sehr intensiven Lichtes, besonders ultravioletter Strahlen, auf die Haut- und andere lebende Zellen bei Tieren und Menschen hinzuweisen (Literatur bei Finsen 1899, Hertel 1904, S. 23 und in den Arbeiten aus Finsens medicinske Lysinstitut in Kopenhagen Bd. I—X [1900—1906], namentlich Busck 1904), Untersuchungen, die auf botanischem Gebiete in Pringsheims Studien (1879/81) eine Parallele finden. —

Aber noch von einem ganz anderen Gesichtspunkte aus sah ich mich in den letzten Jahren veranlaßt, dem Probleme meine

1) Busck, 1904, S. 62 ff. konnte freilich diese Beobachtung nicht bestätigen.

Aufmerksamkeit zuzuwenden, in welchem Verhältnis eine besondere (z. B. tropistische) Empfindlichkeit gegen einen Außenreiz zu dem Perzeptionsvermögen steht, und zwar im Verlaufe von Untersuchungen über die Frage, wie die Reizleitung bei tropistischen Reizvorgängen zustande kommt. Die ermittelten Tatsachen (Fitting 1907a) zwangen die Vorstellung auf, daß jedenfalls durch die einseitige Inanspruchnahme des Organs schon in der Perzeptionszone eigentümliche Besonderheiten geschaffen werden müssen, und daß die tropistische Krümmung in der Reaktionszone nur dann möglich ist, wenn für eine entsprechende Übermittlung dieser Besonderheiten in der Reizkette gesorgt wird. Wenn also nach meinen Untersuchungen die Leitung tropistischer Reize von besonderen Bedingungen abhängt, die wahrscheinlich erst nach der Perzeption infolge des einseitigen Angriffs des äußeren Anlasses geschaffen werden, könnte dann nicht die lokale tropistische Empfindlichkeit darauf beruhen, daß eben nur nach Reizung der tropistisch empfindlichen Zone jene Besonderheiten geschaffen werden können, nicht dagegen bei Reizung der übrigen, aber ebenfalls empfindlichen Organteile?

Dieses Problem ist einer experimentellen Behandlung zugänglich, wenn es gelingt, zu zeigen, daß anders geartete Reizreaktionen von der lokalisierten, tropistischen Perzeption unabhängig sind und auch durch Reizung der nicht tropistisch empfindlichen, angeblich überhaupt unempfindlichen Teile ausgelöst werden können. Um dieser Forderung erschöpfend zu genügen, wären sehr umfangreiche Versuchsreihen für alle die Reizanlässe notwendig, für welche eine Lokalisation des Perzeptionsvermögens behauptet worden ist. Diese Absicht lag meinen Versuchen aber nicht zugrunde. Ich wollte vielmehr nur sehen, ob das Problem für pflanzliche Organismen im Prinzip gelöst werden könne, und nachdem dies, wie ich glaube, bis zu einem gewissen Grade gelungen, an einigen Beispielen zeigen, daß solche Untersuchungen nicht ganz aussichtslos sind, worauf ja übrigens schon meine Rankenuntersuchungen hinwiesen. Daß ich als Reizanlaß, wie bei meinen Untersuchungen über die tropistischen Reizleitungen, das Licht wählte, hat seinen guten Grund darin, daß die Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit durch Ch. Darwin's und Rothert's Versuche so absolut sicher gestellt ist und daß es keine Schwierigkeiten bereitet, durch Licht andere als tropistische Reizreaktionen auszulösen. Schon an anderer Stelle (1905, S. 762 oder 1907, S. 67ff.) habe ich darauf

hingewiesen, in welcher Richtung eine experimentelle Behandlung des Problems für den Lichtreiz vielleicht erfolgreich in Angriff genommen werden könnte.

Einmal könnte man zunächst, in ähnlicher Weise wie bei meinen Rankenuntersuchungen für den Kontaktreiz, ermitteln, welchen Einfluß die Beleuchtung der nicht oder wenig phototropischen Teile der Gras- oder anderen Keimlinge auf den Ablauf des phototropischen Reizvorgangs hat, der durch einseitige Beleuchtung der phototropisch hoch empfindlichen Spitzenteile ausgelöst wird. Mit Rücksicht auf diese Frage ist ein sehr eleganter Versuch Rothert's (1894, S. 57ff.) von großem Interesse, den er machte, um die relative Stärke der phototropischen Reizungen für die besonders empfindliche Keimblattspitze und die weniger empfindlichen Basalteile bei *Avena*-Keimlingen festzustellen. Dies ist zugleich der einzige Versuch, der bisher für diese Frage herangezogen werden kann. Rothert belichtete die Spitze und die Basis des Keimblattes von entgegengesetzten Seiten einseitig. Obwohl das Licht, das auf den unteren Teil fiel, etwas intensiver gewählt wurde als das andere, konnte durch diese Belichtung doch nicht verhindert werden, daß die Basis sich unter dem Einflusse der einseitigen Spitzenbeleuchtung phototropisch, und zwar im Sinne des Lichteinfalles auf die Spitze, krümmte. Daraus muß man schließen, daß durch einseitige Belichtung der wenig phototropisch empfindlichen Basis die phototropische Krümmung, die durch Belichtung der phototropisch hoch empfindlichen Spitze in der Basis induziert wird, nicht gehemmt werden kann. Die Keimlinge von *Avena* verhalten sich demnach in dieser Hinsicht gegenüber dem Lichtreize anders als die einseits haptotropischen Ranken gegenüber dem Kontaktreize. Ob diejenigen Paniceenkeimlinge, bei denen Rothert festgestellt hat, daß allein die Koleoptile phototropisch empfindlich ist, sich an die *Avena*-Keimblätter anschließen, bedarf noch der Untersuchung, ebenso für alle Graskeimlinge (und andere Pflanzen mit lokal bevorzugter phototropischer Empfindlichkeit) die weitere wichtige Frage, welchen Einfluß die allseitige Belichtung der wenig oder nicht phototropisch empfindlichen Basalteile in diesen Teilen auf die phototropische Krümmung hat, die durch einseitige Beleuchtung der Spitze ausgelöst wird. Ich habe gleichwohl nicht versucht, das eingangs meiner Arbeit aufgeworfene Problem in dieser Richtung experimentell anzugreifen, zum Teil aus dem einfachen Grunde, weil mir die Deutung der Ergebnisse

solcher Versuche schwierig erscheint, so lange nicht andere, im folgenden näher behandelte Versuche ausgeführt sind, zum Teil wegen experimenteller Schwierigkeiten und schließlich zum Teil aus Zeitmangel, der mich voraussichtlich auch in den nächsten Jahren an der weiteren experimentellen Behandlung dieses Teilproblemes hindern wird.

Zweitens aber kann unser Hauptproblem, ob die Lichtperzeptionsfähigkeit bei den Graskeimlingen auf die phototropisch empfindlichen Zonen beschränkt ist oder nicht, mit einiger Aussicht auf Erfolg experimentell z. B. dadurch in Angriff genommen werden, daß man untersucht, wie das Längenwachstum der nicht phototropisch empfindlichen Teile durch direkte Belichtung und durch Belichtung der Keimblattspitze beeinflußt wird. Diese Frage, über die bisher keine Versuche vorliegen, ist mir auch deshalb ganz besonders interessant erschienen, weil ihre Lösung zum ersten Male einen Einblick darein gestatten würde, ob und in welcher Weise die Wachstumsbeeinflussung durch das Licht und die phototropische Reizung miteinander verkettet sind. So ist sie es gewesen, zu deren Lösung ich in den Sommern 1905 und 1906 und im Frühjahr 1907 zahlreiche Versuche gemacht habe.

Man könnte zunächst darüber im Zweifel sein, ob sich nicht in viel einfacherer Weise der Beweis erbringen ließe, daß die phototropische Empfindlichkeit und das Lichtperzeptionsvermögen nicht identisch sind, und zwar durch den Ergrünungsvorgang der Chlorophyllkörner, der ja ebenfalls vielfach durch Belichtung ausgelöst wird. Sicherlich wird dieser Prozeß in manchen Fällen als Indizium eines Perzeptionsvermögens gute Dienste leisten können. Leider aber kann er in den Fällen der strengen Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit nicht als Beweis für die Lichtperzeption verwendet werden, aus dem einfachen Grunde, weil die Leukoplasten in der Koleoptile und in dem sog. Mesokotyl der betreffenden Graskeimlinge niemals deutlich ergrünen!

Versuche, die in exakter Weise Aufschluß geben sollten über das Verhältnis der phototropischen Empfindlichkeit zu dem Lichtperzeptionsvermögen, müssen selbstverständlich an solchen Objekten angestellt werden, bei denen die phototropische Empfindlichkeit streng auf bestimmte Organteile beschränkt ist, wie es nach Rotherts Untersuchungen bei manchen Paniceenkeimlingen, so denen von Arten der Gattungen *Panicum* und *Setaria*, der Fall ist.

Um das geeigneste Material für meine Versuche ausfindig zu machen, habe ich eine ganze Anzahl von Graskeimlingen, dem Paniceentypus angehörig, kultiviert und geprüft. Nur wenige davon waren für die Versuche verwendbar. Bei den untersuchten Arten von *Sorghum (vulgare* und *Dora)* ist auch das Hypokotyl, wie schon Rothert für ein *Sorghum* aus dem Amurgebiete angibt (1894, S. 75ff.), phototropisch empfindlich. Die Keimlinge der *Setaria*-Arten (besonders *Setaria glauca* und *alopecuroides*) sind in ihren Dimensionen zu klein, als daß sich mit ihnen gut arbeiten ließe. Bei *Eleusine coracana* bleiben die Hypokotyle stets äußerst kurz. So war schließlich, da auf die Beschaffenheit genügender Körnermengen Rücksicht genommen werden mußte, von Keimlingen mit lokalisierter phototropischer Empfindlichkeit nur *Panicum miliaceum* übrig, das wiederholt von Haage und Schmidt bezogen wurde. Mit Keimlingen dieser Pflanze wurde die Mehrzahl der Experimente gemacht. Daran schlossen sich im weiteren Verlauf der Untersuchung einige Versuche mit Keimpflanzen ohne lokalisierte Empfindlichkeit an.

Abschnitt II. Versuche mit *Panicum miliaceum*.

Über den Bau und die Eigenschaften der Keimlinge findet man näheres bei Rothert (1894, S. 67ff.). Charakteristisch ist, wie für die meisten Paniceenkeimlinge, daß sich das Hypokotyl stark entwickelt, während der Kotyledo ziemlich kurz bleibt. Die phototropische Krümmungsfähigkeit, die recht bedeutend ist, kommt bei jüngeren Keimlingen hauptsächlich, bei älteren ausschließlich dem Hypokotyle zu. Phototropisch empfindlich ist dagegen nach Rothert's Beobachtungen mit Ausnahme der äußersten Basis nur der Kotyledo und zwar in besonders hohem Maße seine Spitze. Wichtig ist für unsern Zweck auch die Kenntnis der Verteilung des Wachstums in diesen Keimlingen. Auch hier gibt Rothert's Darstellung den Sachverhalt richtig wieder. Im Kotyledo wird schon bald nach dem Hervorbrechen aus der Erde das Wachstum so gut wie ganz eingestellt. Nur an seiner äußersten Basis dauert es noch fort Im Gegensatze dazu ist das Wachstum des Hypokotyls im Dunkeln dauernd sehr intensiv. Doch beschränkt es sich sehr frühzeitig auf eine recht kurze (2—3 mm lange) Region am oberen Ende. Wenn man von der Grenze zwischen Kotyledo und Hypokotyl in $1^1/_2$ mm Abstand auf dem Hypokotyl Marken auf-

trägt, so ist der Zuwachs der obersten Zone nach 24 Stunden sehr bedeutend, der der nächsten schon sehr gering. Entsprechende Zahlen bieten die weiterhin mitgeteilten Versuche. Leider sind alle Dimensionen der Keimlinge von *Panicum* ziemlich klein, so ist z. B. bei *Panicum miliaceum* das Hypokotyl nur $^{3}/_{4}$—1 mm, der Kotyledo bei einer Länge von 8—10 mm 1—$1^{1}/_{4}$ mm dick. Doch sind die Keimpflanzen gegen Laboratoriumsluft, Lufttrockenheit usw. sehr unempfindlich, weshalb sich mit ihnen leicht arbeiten läßt.

Die Methodik der Versuche war sehr einfach. Die Verdunkelung der Spitzenteile erfolgte mittels Stanniolkäppchen, die der Basalteile durch Papierröhrchen mit Deckel oder Stanniolhülsen. Durch Vorversuche im Dunkeln wurde festgestellt, daß selbst enganliegende Stanniolkäppchen, gegen deren Wände sich die Koleoptilen beim weiteren Wachstum fest anpressen, das Wachstum der Hypokotyle nicht störend beeinflussen. Die Stanniolröhrchen wurden nach einigen Vorversuchen nicht mehr zylindrisch, sondern mit Hilfe einer entsprechend ausgezogenen Glasröhre nach unten konisch sich verjüngend angefertigt, wodurch bewirkt wurde, daß der untere Rand sich fest gegen die Basis der Koleoptilen legen konnte, ohne das Wachstum der Spitzenteile zu stören.

A. Vorversuche. Einfluß der Käppchen, Stärke der Wachstumshemmung durch Belichtung.

Ich will mich darauf beschränken, die allerwesentlichsten Versuche mitzuteilen. Die ersten tragen den Charakter von Vorversuchen, durch die hauptsächlich ermittelt werden sollte, in welchem Maße überhaupt die Belichtung der ganzen Keimlinge oder einiger ihrer Teile das Wachstum beeinflußt und ob die Käppchen allein es schon hemmen.

Versuch 1. (15.—18. VI. 1905.)

a) Schale mit etiolierten Keimlingen. Hypokotyle von der Erdoberfläche an 7 bis 10 mm lang. 6 Koleoptilen ganz mittels eng anschließender Stanniolkäppchen verdunkelt. Die Kulturschale wird am S.W.-Fenster auf dem horizontalen Teller des Klinostaten gedreht.

b) Eine zweite Schale mit ebenso langen Keimlingen, von denen einige in gleicher Weise mit Stanniolröhren umhüllt waren, wird in den Dunkelschrank gestellt. Temp. ca. 23°.

Nach 72 Stunden wurde notiert:

Schale a belichtet:

Bei den Keimlingen mit verdunkelter Koleoptile:

1. Länge des Hypokotyls . . .	11	17	20	13	16	16 mm	Mittel	15,5 mm
2. „ der Koleoptile . . .	7	8	10	10	10	10 „	„	9 „
3. Davon noch verdunkelt . . .	6,5	7	8	8	8	8 „		

Bei den unverdunkelten Keimlingen:

1. Länge des Hypokotyls	. . . .	7—10 mm
2. „ der Koleoptile	. . . .	6—7 „

Schale b verdunkelt:

Bei den Keimlingen mit Stanniolkäppchen:

1. Länge des Hypokotyls	60	53	50	34	29 mm	Mittel	45	mm
2. „ der Koleoptile	7	8	9	7	7 „	„	7,6	„
3. Davon mit den Käppchen bedeckt	6	8	8	7	7 „			

Bei den Keimlingen ohne Stanniolkäppchen:

1. Länge des Hypokotyls	. . . .	40—60 mm
2. „ der Koleoptile	. . . .	6—7 „

Versuch 2. (3.—5. VI. 1905.)

a) Schale mit Keimlingen, deren Hypokotyle 1—2 mm lang sind. Bei 5 Keimlingen die Hypokotyle und den unteren Teil der Koleoptilen mit Stanniolröhrchen verdunkelt. Am S.W.-Fenster auf dem Klinostaten gedreht.

b) Schale mit Keimlingen im Dunkeln.

Nach 48 Stunden maß ich folgende Werte:

Schale a belichtet.

Bei den nur spitzenwärts belichteten Keimlingen:

1. Länge des Hypokotyls	10	10	9,5	7	9 mm	Mittel 9 mm
2. „ der Koleoptile	6	5	6	6	6 „	

Bei den ganz belichteten Keimlingen:

1. Länge des Hypokotyls	. . . .	2—3 mm
2. „ der Koleoptile	. . . .	5—6 „

Die Vergleichskeimlinge in Schale b zeigten ähnliche Maße wie in Versuch 1 b.

Aus beiden Versuchen, die verschiedene Male wiederholt wurden, geht hervor:

1. Die am Fenster des Laboratoriums belichteten Keimlinge wachsen nach dem Beginn der Belichtung so gut wie gar nicht mehr.

2. Auch dann, wenn man entweder nur die Koleoptile oder nur das Hypokotyl belichtet, wird das Wachstum des Hypokotyls stark gehemmt, aber in beiden Fällen nicht so stark wie bei Belichtung des ganzen Keimlings.

3. Das Wachstum des Hypokotyls scheint etwas stärker gehemmt zu werden, wenn man die Koleoptile, wie wenn man das Hypokotyl belichtet. —

Die Versuchsanstellung läßt noch manche Einwände zu. Zudem ist die Messung der ganzen Hypokotyle nicht sehr genau möglich. Deshalb wurden bei den weiteren Versuchen Zonen von 1—2 mm Länge markiert und schon nach 24 Stunden gemessen.

Versuch 3. (23.—24. VI. 1905.)

a) Schale mit etiolierten Keimlingen. Hypokotyle ca. 15—20 mm lang. Bei 6 Keimlingen wurden die Koleoptilen bis zur Basis mit eng anschließenden Stanniolkäppchen verdunkelt, außerdem bei ihnen und bei 6 unverdunkelten Keimlingen Tuschemarken von der Ansatzstelle der Koleoptilen basalwärts in gleichen Abständen (1—1,5 mm) voneinander angebracht. Auf dem Klinostaten in normaler Stellung am S.W.-Fenster des Laboratoriums rotiert.

b) Schale mit ebenso langen Keimlingen, ebenfalls zum Teil mit Stanniolkäppchen bedeckt. Ebenso markiert, im Dunkelschrank.

Nach 24 Stunden ergaben sich folgende Werte:

Schale a belichtet:

	1. mit verdunkelter Spitze						2. unverdunkelt					
Exemplar: . . .	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Ursprüngliche Länge der Zonen in mm	1	1,2	1	1,2	1,3	1,2	1,3	1,2	1,4	1,2	1,3	1,2
Länge nach 24 Stdn. Zone I .	3,2	2,2	3,7	3,5	3	7[1]	1,7	1,7	1,9	1,5	1,6	1,7
„ II .	1,2	1,6	1,3	1,2	1,5	1,2	1,4	1,4	1,4	1,2	1,3	1,2
„ III .	1	1,2	1	1,2	1,3	1,2	1,3	1,2	1,4	1,2	1,3	1,2
„ IV .	1	1,2	1	1,2	1,3	1,2	1,3	1,2	1,4	1,2	1,3	1,2

Schale b im Dunkelschrank:

	1. mit Stanniolkäppchen					2. ohne Käppchen				
Exemplar: . . .	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Ursprüngliche Länge der Zonen in mm	1,2	1,3	1,2	1,4	1,2	1,1	1,3	1,2	1,4	1,3
Länge nach 24 Stdn. Zone I .	9	7,5	9,5	8	8	8,5	7,5	8	9	7,5
„ II .	4	3	3	2,2	3,3	2,5	3	2,5	3	3
„ III .	1,2	1,3	1,2	1,4	1,2	1,1	1,3	1,2	1,4	1,3
„ IV .	1,2	1,3	1,2	1,4	1,2	1,1	1,3	1,2	1,4	1,3

Der Versuch wurde mehrfach mit völlig gleichem Erfolge wiederholt.

Von Interesse sind ferner folgende Versuche:

Versuch 4. (22.—23. VI. 1905.)

Zwei Schalen A und B wie im vorigen Versuche behandelt, mit gleich langen Keimlingen.

Schale A. a) Nach 24 Stunden ist der Zuwachs bei den Hypokotylen, deren Koleoptilen bis zur Basis mit Stanniolkäppchen verdunkelt worden waren, und die am Fenster auf dem Klinostaten rotiert wurden, folgender:

Exemplar:	I	II	III	IV	V	VI
Ursprüngl. Länge der Zonen in mm	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,4
Länge nach 24 Stdn. Zone I	3	3	3	4	3	4,5
„ II	2	1,5	2,2	1,4	1,2	1,8
„ III	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,4
„ IV	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,4

1) Zone I verdunkelt!

b) Bei den Hypokotylen, bei denen die oberste Zone des Hypokotyls ebenfalls noch beschattet war:

		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Exemplar:		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Ursprüngl. Länge der Zonen in mm		1,3	1,2	1,2	1,4	1,3	1,1	1,0	1,1
Länge nach 24 Stdn.	Zone I	6	8	7	6	5	4,5	7[1])	12[1])
	„ II	1,5	1,2	1,3	2	1,3	2	7	2,7
	„ III	1,2	1,2	1,2	1,4	1,3	1,1	1,5	1,2
	„ IV	1,2	1,2	1,2	1,4	1,3	1,1	1,0	1,1

c) Bei den Hypokotylen, bei denen ca. 0,5 mm der obersten Zone des Hypokotyls noch verdunkelt war:

Exemplar:		I	II	III	IV	V	VI	VII
Ursprüngl. Länge der Zonen in mm		1,3	1,5	1,2	1,0	1,2	1,2	1,1
Länge nach 24 Stdn.	Zone I	2,5	5	3,4	4,5	2,2	4	4
	„ II	1,3	1,5	1,2	1,2	1,8	1,5	1,5
	„ III	1,3	1,5	1,2	1	1,2	1,2	1,1
	„ IV	1,3	1,5	1,2	1	1,2	1,2	1,1

Schale B. Bei den Hypokotylen, bei denen die Koleoptilen bis zum Hypokotyle mit Stanniolkäppchen versehen waren und die im Dunkelschrank ganz verdunkelt wurden:

Exemplar:		I	II	III	IV	V	VI
Urspüngl. Länge der Zonen in mm		1,0	1,2	1,2	1,2	1,2	1,1
Länge nach 24 Stdn.	Zone I	9,5	7	7	7	7	7,5
	„ II	2,6	6	2,5	3	2,5	3,2
	„ III	1,5	2	1,2	1,2	1,4	1,4
	„ IV	1,0	1,2	1,2	1,2	1,2	1,1

Versuch 5. (22.—23. VI. 1905.)

Zwei Kulturschalen A und B mit 15—25 mm langen, etiolierten Keimlingen. Die Koleoptilen mit Stanniolröhrchen verdunkelt bis zur Basis. Markiert wie bisher. Die Schalen wurden in eine als phototropische Kammer zurechtgemachte Holzkiste (von 45 cm Länge, 20 cm Höhe und Breite) ca. 20 cm von der vorderen Öffnung entfernt gestellt; die Kiste befand sich 2 m vom S.W.-Fenster des Laboratoriums entfernt. In der vorderen Seite befand sich ein Schlitz von 5 cm Breite.

Das Wachstum ist in 24 Stunden bei Schale A, bei der auch die Zone I des Hypokotyls verdunkelt worden war:

Exemplar:		I	II	III	IV	V	VI
Ursprüngl. Länge der Zonen in mm		1,2	1,2	1,3	1,2	1,2	1,0
Länge nach 24 Stdn.	Zone I	10	9	10	14	10	8
	„ II	4	2	5	3	4	3,5
	„ III	1,5	1,2	1,2	1,3	1,2	1,2
	„ IV	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,0

1) Auch die 2. Zone war noch größtenteils beschattet.

bei Schale B, bei der Zone I nicht verdunkelt worden war:

		I	II	III	IV	V
Exemplar:		I	II	III	IV	V
Ursprüngl. Länge der Zonen in mm		1,1	1,2	1,2	1,2	1,2
Länge nach 24 Stdn.	Zone I	7,5	8	10	10,8	7
	„ II	5,5	7	3	5	5
	„ III	2,4	3	1,3	2,1	1,8
	„ IV	1,1	1,2	1,2	1,2	1,2

Die unverdunkelten Keimlinge, die ähnlichen Zuwachs zeigen, sind in beiden Schalen ausgesprochen phototropisch gekrümmt; die, bei denen die Koleoptilen verdunkelt worden waren, sind nicht gekrümmt.

Aus den Versuchen 3, 4 und 5 ersieht man: 1. daß schon Messungen nach 24 Stunden sehr deutliche Ausschläge geben, 2. daß bei den ganz verdunkelten Keimlingen das Wachstum des Hypokotyls im wesentlichen auf die beiden oberen, je 1—1,5 mm langen Zonen beschränkt ist, 3. daß das Wachstum des Hypokotyls bei den ganz belichteten Keimlingen in hellem Licht fast vollständig gehemmt wird, indem es nur in der obersten Zone noch etwas fortdauert, 4. daß es weniger stark, aber immer noch sehr intensiv bei den Keimlingen gehemmt wird, deren Koleoptilen verdunkelt werden, indem es in der vorletzten Zone nur noch wenig vorwärts schreitet, 5. daß das Wachstum der letzten, bei Versuchsbeginn 1—1,4 mm langen Zone fast unbeeinflußt bleibt, wenn man außer der Koleoptile auch diese Zone verdunkelt, 6. daß aber das Wachstum der vorletzten, belichteten wie bei den Keimlingen, deren Koleoptilen allein verdunkelt wurden, aufgehalten wird, und 7. daß die Lichtintensität in der phototropischen Kammer, die genügt, eine maximale phototropische Krümmung bei den unverdunkelten Keimlingen auszulösen, zu gering ist, um bei den unverdunkelten oder teilweise verdunkelten Keimlingen das Wachstum des Hypokotyls wesentlich zu hemmen.

Bei diesen zuletzt mitgeteilten Versuchen fällt vor allem auf, daß bei der Lichtintensität, wie sie in der verwendeten phototropischen Kammer herrschte, das Wachstum der einseitig belichteten Keimlinge verhältnismäßig sehr wenig beeinflußt wird. Da also offenbar nur stärkere Belichtung das Wachstum namhaft hemmt, so war bei den weiteren Versuchen die Lichtintensität entsprechend zu variieren und zu untersuchen, ob nicht vielleicht bei den Lichtintensitäten, die das Wachstum des Hypokotyls hemmen, doch auch dieser Teil des Keimlings phototropisch empfindlich ist. Gleichzeitig mußte in den weiteren Versuchen bei den Keimlingen,

die in verschiedener Weise belichtet wurden, das Wachstum in ein und derselben Kulturschale verglichen werden, um dem Einwande zu begegnen, daß die Keimlinge in verschiedenen Kulturschalen wegen möglicher Wachstumsdifferenzen nicht miteinander vergleichbar seien. Bei diesen weiteren Versuchen wurde nun auch darauf Bedacht genommen, festzustellen, wie das Wachstum der ganz belichteten im Gegensatz zu denjenigen Keimlingen beeinflußt wird, bei denen nur die Koleoptilen oder nur die wachsenden Hypokotyle nebst den unteren Teilen der Koleoptilen verdunkelt worden waren.

B. Eigentlich entscheidende Versuche.

1. Der Einfluß des Lichtes auf die ganz und partiell belichteten Keimlinge.

Um einen Einblick in die Versuchsanordnung zu geben, will ich zunächst einen Versuch genau beschreiben und die dabei gewonnenen Zahlen mitteilen.

Versuch 6. (5.—6. VIII. 1906.)

Schale von 15 cm innerem Durchmesser mit 15—20 mm langen, etiolierten Keimlingen. Auf den Hypokotylen aller Versuchskeimlinge werden Zonen von 2 mm Länge markiert. Die Schale wird in einer direkt am S.W.-Fenster des Laboratoriums befindlichen phototropischen Kammer mit 3 cm breitem Spalt so aufgestellt, daß der vordere Rand der Schale 4—5 cm von dem Spalt entfernt ist. Am 5. VIII. und 6. VIII. schien die Sonne, aber nicht auf die Versuchsschale. Der Versuch dauerte von 5. VIII. 11 Uhr bis 6. VIII. 3 Uhr = 28 Stunden. Bei Abschluß des Versuches ergaben sich folgende Zuwachse:

1. Gruppe, ganz mit weiten Stanniolhülsen verdunkelt.

Exemplar:	I	II	III	IV	
Länge der letzten Zone	25	27	22	26	Mittlerer Zuwachs
„ „ vorletzt. „	2,5	2,5	2,5	2,5	11,5 mm = 587 %

2. Gruppe, ganz unverdunkelt; stark phototropisch gekrümmt: 50—80°.

Exemplar:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Länge der letzten Zone	12	18	18	20	18	20	20	16	16	14	15	16
„ „ vorletzt. „	2	2	2	2	2	2,5	2	2,5	2,5	2	2	2
	Hinterer Teil der Schale						Vorderer Teil der Schale					

Mittlerer Zuwachs 7,5 mm = 376 %.

3. Gruppe, Hypokotyl und wenige mm der Koleoptilen mit Papierröhrchen verdunkelt. Stark phototropisch gekrümmt: 50—70°.

Exemplar:	I	II	III	IV	
Länge der letzten Zone	21	14	22	18	Mittlerer Zuwachs
„ „ vorletzt. „	2,5	2	2	2	8,5 mm = 422 %

4. Gruppe, Koleoptilen mit Stanniolröhrchen verdunkelt. Nicht phototropisch gekrümmt.

Exemplar:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Länge der letzten Zone	16	16	14	16	15	17	20	16	14	19
„ „ vorletzt. „	2	2,5	2	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5	2,5

Mittlerer Zuwachs 7,2 mm = 367%.

Der Übersichtlichkeit halber empfiehlt es sich, die Ergebnisse dieses und der übrigen Versuche in Tabellenform kurz zusammenzustellen. Die umstehende Tabelle I enthält, abgesehen von der Belichtungsart, den mittleren Zuwachs der Keimlingshypokotyle während der Versuchszeit, angegeben in Prozenten der ursprünglichen Länge der letzten beiden Teilstriche (zu je 1,5 bis 2 mm). In der letzten Kolumne ist das Verhältnis der Zuwachse in der Weise berechnet, daß der Zuwachs der ganz belichteten Keimlinge = 1 gesetzt wurde. Die Versuche sind so angeordnet, daß nach der Basis der Tabelle die Belichtungsintensitäten immer kleiner werden.

Da diejenigen Keimlinge, bei denen die Koleoptilen belichtet wurden, sich während der Versuche intensiv phototropisch krümmten, so könnte es sein, daß dadurch bei diesen Keimlingen die Zuwachsgröße der Hypokotyle beeinflußt würde. Deshalb schloß ich bei weiteren Versuchen, die in Tabelle II zusammengestellt sind, die phototropischen Krümmungen durch Rotation der Kulturschalen auf dem horizontalen Klinostatenteller gänzlich aus.

Wie man aus beiden Tabellen sieht, wird durch die Rotation das Ergebnis nicht wesentlich verändert: mag man die Versuchspflanzen auf dem Klinostaten rotieren oder nicht, stets ist die enge Abhängigkeit in der Zuwachsgröße des Hypokotyls von der Belichtungsintensität bei den ganz belichteten wie bei den partiell verdunkelten Koleoptilen überaus auffallend. Und immer ist das Wachstum am geringsten, wenn man die Keimlinge ganz belichtet. Was die Wachstumsintensität der partiell verdunkelten Keimlinge betrifft, so ist sie, bei Verdunkelung der Koleoptilen, in gedämpftem Lichte annähernd ebenso groß, wie bei Verdunkelung der Hypokotyle, und zwar halb so groß, oder etwas mehr als halb so groß, wie bei den ganz verdunkelten Keimlingen. Je heller man aber das Licht nimmt, umso größer wird die Wachstumsintensität der partiell verdunkelten Keimlinge im Verhältnis zu den ganz verdunkelten, während sich dieses Verhältnis gegenüber den ganz belichteten viel weniger mit der Zunahme des Lichtes ändert. Beide Ergebnisse erklären sich offenbar daraus, daß bei hohen Lichtintensitäten

Tabelle I.

Versuchszahl, -datum und -dauer	Art der Belichtung	I. Gruppe nicht belichtet	II. Gruppe Koleoptile belichtet	III. Gruppe Hypokotyl belichtet	IV. Gruppe ganz dunkel	Verhältnis
7. 5./6. VIII. 06 28 Stdn.	In vorn offene phototrop. Kammer, Schale in Mündung der Kammer, an S.-W.-Fenster d. Labor.	17 %	32 %	158 % (316 %, wo letzte Zone d. Hypok. verdunk. war)	512 %	1:1,9:9,3:30,1
		stark phototropisch				
8. 3./4. VIII. 06 24 Stdn.	Wie vorige, aber vorderer Rand der Schale 10 cm von der Mündung der Kammer entfernt.	72 %	187 %	185 % Nicht durchwachs., Mehrzahl nicht phototrop.	456 % Nicht durchw.	1:2,6:2,6:6,3
		Koleopt. durchwachs. stark phototropisch				
9. 5./6. VIII. 06 27 Stdn.	Wie vorige, aber Schale ca. 20 cm v. d. Münd. entf.	67 %		187 %		1 : 2
10. 1./2. III. 07 24 Stdn.	Wie vorige, aber Schale ca. 15 cm v. d. Münd. entf.	71 %	117 %	146 %	377 %	1:1,6:2,1:5,3
		Koleopt. durchwachs. stark phototropisch		Kol. nicht durchw. Mehrz. nicht phot.		
11. 1./2. III. 07 30 Stdn.	Wie vorige, aber Schale ca. 35 cm v. d. Münd. entf.	160 %	348 %	290 % Mehrz. nicht phototrop.	520 %	1:2,2:1,8:3,2
		stark phototropisch				
12. 27./28. II. 07 26 Stdn.	Wie vorige.	181 %	291 %	333 % nicht phot. 4 schwach „ 2	520 %	1:1,6:1,8:2,9
		stark phototropisch				
13. 13./14. III. 07 23 Stdn.	Ganz hinten in der ca. 45 cm langen phototrop. Kammer, ca. 2 m vom S.W.-Fenster entfernt.	116 %	151 %	136 % nicht phototrop.	316 %	1:1,3:1,2:2,7
		stark phototropisch				
6. 5./6. VIII. 06 28 Stdn.	Phototrop. Kammer, Mündung mit 3 cm breitem Spalt. Schale ca. 4—5 cm vom Spalt entfernt, Kammer a. S.W.-Fenst.	376 %	422 %	367 % nicht phototrop.	587 %	1:1,1:1 :1,6
		stark phototropisch				
14. 9. III. 07 9 Stdn.	Schale in der Mitte des Wärmeschrankes. 29°.	153 %			261 %	1 :1,7
15. 10. III. 07 9 Stdn.	Wie vorige, aber Öffnung des Schrankes, nur mit ca. 3 cm breitem Lichtspalt. 29°.	144 %	281 %	212 %	383 %	1:2 :1,5:2,7
		Koleoptilen nicht durchwachsen				
		stark phototropisch		nicht phot. 5 schwach „ 2		

Tabelle II.

Versuchszahl, -datum und -dauer	Art der Belichtung	I. Gruppe ganz belichtet	II. Gruppe Koleoptile belichtet	III. Gruppe Hypokotyl belichtet	IV. Gruppe ganz dunkel	Verhältnis
16. 22./23. III. 07 24 Stdn.	Klinostat auf Laboratoriumstisch, ca. 2 m vom S.W.-Fenster entfernt.	41 %	88 % / nur 1/4 d. Kol. bel. 154 %	127 %	483 %	1 : 2,1 [: 3,8] : 3,1 : 11,8
		Koleopt. durchwachs., grün		nicht durchw. nicht grün		
17. 28./29. IV. 07 24 Stdn.	Wie vorige.	42 %	0,84 der Kol. belicht. 106 % / 0,19 der Kol. belicht. 178 %		287 %	1 : 2,5 : 6,8
18. 2./3. III. 07 24 Stdn.	Schale in der Mitte eines phototropischen Kastens mit 10 cm breitem Lichtspalte, 5 cm vom Spalt entf. Am S.W.-Fenster. Von 1—2 Uhr 2. III. schien Sonne auf die Keimlinge.	48 %	85 %	149 %	317 %	1 : 1,8 : 3,1 : 6,6
19. 1./2. VIII. 06 24 Stdn.	Wie vorige, Lichtspalte des Kastens 8 cm breit, Schale dicht am Spalt.	184 %	337 %	277 %	512 %	1 : 1,8 : 1,5 : 2,8
		Koleopt. durchwachs.		nicht durchwachsen		
20. 5./6. VIII. 06. 26 Stdn.	Wie vorige, aber Schale 2—3 cm vom Spalt entfernt.	225 %	410 %	362 %	503 %	1 : 1,8 : 1,6 : 2,2
21. 20./21. III. 07 24 Stdn.	Wie vorige. Spalt des Kastens 10 cm breit. Schale 5 cm v. Spalt entfernt und ca. 1,5 m vom S.W.-Fenster des Laboratoriums.	210 %	nur 1/4 der Kol. belichtet 199 %	214 %	397 %	1 : 0,9 : 1 : 1,9
		Koleopt. durchwachs.		nicht durchwachsen		

schon partielle Belichtung genügt, um das Wachstum der Hypokotyle sehr stark zu hemmen. Von Interesse ist ferner die Tatsache, daß bei niederen Lichtintensitäten die alleinige Belichtung der Koleoptilen das Wachstum des Hypokotyls etwas weniger, bei höheren Lichtintensitäten dagegen stärker hemmt als die alleinige

Belichtung der Hypokotyle. Den kleinen Unterschied bei schwächerem Lichte wird man zum Teil darauf zurückführen dürfen, daß ja die Versuchsanordnung es mit sich bringt, daß das untere Viertel oder Fünftel der Koleoptile verdunkelt werden muß, um das Licht von den Hypokotylen auszuschließen. Der größere Einfluß der Koleoptile bei höherer Lichtintensität beruht vielleicht zum Teil darauf, daß alsdann genug Licht durch die Koleoptilbasis zu der Wachstumszone des Hypokotyles gelangt, um dort das Wachstum auch direkt hemmen zu können; zum Teil aber vielleicht auch darauf, daß die Belichtung der Koleoptile bei höherer Lichtintensität in der Tat eine stärkere Wachstumshemmung bewirkt, als die direkte Belichtung des Hypokotyls. Womit dies zusammenhängt, ob dabei das Licht vielleicht nur ganz indirekt beteiligt ist, das entzieht sich vorläufig völlig der Beurteilung.

Weiter zeigen diese Versuche aufs neue (Versuch 7), von wie großer Bedeutung es für die Wachstumshemmung bei alleiniger Belichtung des Hypokotyls ist, ob die oberste Zone (von 2 mm Länge) dieses Keimlingsteiles belichtet wird oder nicht: Wird sie verdunkelt, so ist das Wachstum viel intensiver.

Schließlich ist es mit Rücksicht auf die Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit in der Spitze des Kotyledo von sehr großem Interesse, daß der wachstumshemmende Einfluß, den die belichtete Koleoptile auf das verdunkelte Hypokotyl ausübt, nicht vorzugsweise von der Koleoptilspitze ausgeht, daß er im Gegenteil bei alleiniger Belichtung der phototropisch hoch empfindlichen Spitze viel geringer ist als bei Belichtung eines größeren Teiles der Koleoptile!

Wenn ich zusammenfasse, so haben also meine gesamten Versuche folgende Hauptergebnisse gezeitigt:

1. Die Größe der Wachstumshemmung des Hypokotyls ist bei den ganz und bei den partiell belichteten Keimlingen in sehr enger Weise von der Lichtintensität abhängig.

2. Belichtet man nur die Koleoptile oder nur das Hypokotyl, so wird bei mittlerer Lichtintensität das Wachstum des Hypokotyls annähernd gleich, aber nur halb so stark, wie bei der Belichtung des ganzen Keimlings gehemmt.

3. Daraus aber geht hervor, daß von der Koleoptile irgend ein Einfluß des Lichtes, der weiter noch zu untersuchen ist, basalwärts auf das Hypokotyl übertragen wird.

4. Dieser Einfluß wird dagegen nicht spitzenwärts geleitet; denn wenn man allein das Hypokotyl mit Ausnahme der obersten 2—4 mm belichtet, so wird das Wachstum in diesen nicht belichteten Teilen, wie auch in dem Kotyledo, so gut wie gar nicht gehemmt.

5. Der hemmende Einfluß, welchen die Belichtung der Koleoptile ausübt, geht nicht, wie der phototropische Einfluß, von der Koleoptilspitze aus; denn alleinige Belichtung der Spitze hemmt das Wachstum des Hypokotyls viel weniger als die Belichtung eines größeren Teils der Koleoptile.

2. Ursachen der Wachstumshemmung bei partieller Belichtung der Keimlinge.

Wodurch wird nun die Wachstumshemmung bei partieller Belichtung der Keimlinge bewirkt? Diese Frage ist getrennt für das Hypokotyl und für die Koleoptile zu behandeln.

a) Alleinige Belichtung des Hypokotyls.

Zunächst macht es keine Mühe, zu zeigen, daß die Hemmung des Wachstums nicht durch Licht bedingt sein kann, das sich durch die Verdunkelungseinrichtungen in die Koleoptile eingeschlichen hat. Dies könnte übrigens nur von der unteren Öffnung der Stanniolröhrchen aus geschehen. Wäre allein solches Licht bedeutsam, so würde es bei alleiniger Belichtung der Koleoptile infolge der engen Abhängigkeit der Wachstumshemmung von der Belichtungsintensität ganz unverständlich sein, daß dieses wenige Licht das Wachstum des Hypokotyls ebenso sehr sollte hemmen können, wie sonst nur sehr starke direkte Belichtung der Koleoptile! Auch die enge Abhängigkeit zwischen der Wachstumshemmung des Hypokotyls und der Größe der Hypokotylzone, die man verdunkelt, ist mit der Annahme ganz unvereinbar, daß allein das Licht, welches sich in die Koleoptile einschleicht, die Wachstumshemmung des Hypokotyls bedinge. Zudem ist es so gedämpft, daß es weder die Ergrünung des in die Koleoptile eingeschlossenen Laubblattes noch die Durchbrechung der Koleoptile durch dieses Blatt veranlassen kann.

Auch direkt läßt sich durch Versuche zeigen, daß in der Tat Belichtung des Hypokotyls genügt, um das Wachstum zu hemmen. Schneidet man nämlich die Koleoptile dicht über dem Vegetationspunkte des Keimlings so ab, daß nur der unterste, phototropisch nicht empfindliche (wie Rothert zeigte) Millimeter erhalten bleibt,

so wird nach einiger Zeit das Wachstum des Hypokotyls im Dunkeln wieder aufgenommen, nicht oder kaum dagegen im Lichte, wenn es auch nur gedämpft gewählt wird. Hier ein Beispiel:

Versuch 22. (9.—11. III. 1907.)

Kulturschale a im Dunkelschrank, zum Teil die Koleoptilen abgeschnitten. Zonen von 2 mm Länge markiert am 9. III. 11 Uhr.

Nach 48 Stunden beträgt bei den dekapitierten Keimlingen

Exemplar:	I	II	III	IV	V	VI	
die Länge der letzten Zone	6	11	8	6	8	4	mm
„ „ „ vorletzt. „	2,5	2	2,5	2,5	2	2,5	„

Die nicht dekapitierten waren natürlich viel stärker gewachsen.

Nun abermals Zonen von 2 mm Länge markiert.

Nach weiteren 24 Stunden beträgt bei

Exemplar:	I	II	III	IV	V	VI	
die Länge der letzten Zone	4	3,5	6	5	4	5	mm
„ „ „ vorletzt. „	2	2,5	2,5	2	2	2	„

Kulturschale b ganz hinten in eine vorn offene phototropische Kammer gestellt, die 2 m vom S.W.-Fenster des Laboratoriums entfernt ist. Zum Teil die Koleoptilen von den Keimpflanzen abgeschnitten. Einige der dekapitierten Keimlinge mit einem Becherglas bedeckt.

Nach 48 Stunden ist ebensowenig ein Zuwachs zu beobachten, wie nach weiteren 24 Stunden.

Auch hier hatten sich die Hypokotyle der nicht dekapitierten Keimlinge noch etwas verlängert.

Da außerdem die Hypokotylen selbst nicht infolge der Belichtung ergrünen, so muß man folgern:

Die Hypokotyle sind lichtempfindlich. Ihr Wachstum wird durch einen Lichtreiz gehemmt, der direkt vom Hypokotyle perzipiert wird. Und zwar geht aus der Größe der Wachstumshemmung hervor, daß dieser direkte Lichtreiz annähernd ebenso wirksam ist wie der Einfluß, der bei alleiniger Belichtung der Koleoptilen auf die Hypokotyle ausstrahlt.

b) Alleinige Belichtung der Koleoptile.

Daß auch hier nur das direkt auf die Koleoptile einfallende Licht von Bedeutung ist, nicht dagegen das in das Hypokotyl von oben sich einschleichende, folgt aus ähnlichen Erwägungen wie unter a. Beruht aber der Einfluß auf einem fortgeleiteten Lichtreize oder sind andere korrelative Beziehungen zwischen Koleoptile und Hypokotyl an der Wachstumshemmung des letzteren schuld?

So wird ja durch die direkte Belichtung des Kotyledo bewirkt, daß das eingeschlossene Laubblatt ergrünt, lebhaft wächst und die Koleoptile durchbricht. Die Durchbrechung und das Wachstum der Koleoptilen kann für die Wachstumshemmung nicht maßgebend sein: denn 1. erfolgt die Hemmung bei niederen Lichtintensitäten auch dann, wenn die Koleoptilen nicht durchwachsen werden (vgl. z. B. Versuche 8, 10, 15 usw.), 2. hat, wie besondere Versuche lehren, allein die Durchbrechung der Koleoptile durch das Laubblatt und das Wachstum dieses Blattes keinen ausgesprochen hemmenden Einfluß auf das Wachstum des Hypokotyls (vgl. auch Rothert, 1894, S. 69).

Versuch 23. (19.—21. III. 1907.)

Kulturschale mit etiolierten Keimlingen. Am 19. III. 9 h a. m. wurden bei einer Reihe von Keimlingen die Spitzen der Koleoptilen abgeschnitten. Die Markierung (2 mm) fand am 20. III. 9 h a. m. statt. Am 21. III. 9 h a. m. sind die Laubblätter stark gewachsen. Der Zuwachs der Hypokotyle bei den verwundeten Keimlingen ergibt sich aus folgenden Zahlen:

	21. III. 9 h							22. III. 9 h					
Exemplar:	I	II	III	IV	V	VI	VII[1])	I	II	III	IV	V	VI
Länge der letzten Zone	10	13	16	15	17	16	14	8	8	7	6	6	7
„ „ vorletzt. „	2	2,5	3	4	2,5	4	4	3	3	5	5	3	3

Bei den nicht dekapitierten Keimlingen hat vom 20. III. bis zum 21. III. das Laubblatt die Koleoptile durchbrochen, ist aber wenig gewachsen. Das Wachtum des Hypokotyls ergibt sich aus folgenden Zahlen:

Exemplar:	I	II	III	IV[1])	I	II	III	IV
Länge der letzten Zone . . .	19	19	19	19	10	8	5	6 mm
„ „ vorletzt. „ . . .	6	5,5	4	5	3	3	3	4 „

Versuch 24. (21.—23. III. 1907.)

Kulturschale A in blauem Licht (doppelwandige Glasflaschen mit Kupferoxydammoniak). Zonen von 2 mm Länge. Vom 21. III. 9 h a. m. bis 22. III. 6 h p. m. am S.W.-Fenster des Laboratoriums, vor direkter Sonne geschützt.

Länge der Zonen am 23. III. 6 h p. m.:

I	9	8	10	8	7	7 mm	Mittl. Zuwachs von I u. II:
II	3	2,5	4	2,5	2,5	3 „	207 %
III	2	1,5	2	1,5	2	2 „	

Laubblatt grün, durchwachsen.

Nun neu markiert und im Dunkelschrank bis 23. III. 6 h p. m.:

I	9	9,5	9	9	7,5	9 mm	Mittl. Zuwachs von I u. II:
II	3	4	4,5	4,5	3	4 „	207 %
III	2,5	2	2	2	2	2 „	

1) Am 21. III. 9 h mit neuen Marken in 2 mm Abstand versehen.

Neu markiert und im Dunkelschrank bis 24. III. 6 h p. m.:

I	13	13	13	13	15	12 mm	Mittl. Zuwachs von I u. II:
II	3	3	5	5	3	4 „	350 %
III	2	2	2	2	1,5	2 „	

Kulturschale B in gelbem Licht (Kaliumbichromat). Vom 21. III. 9 h a. m. bis 22. III. 6 h p. m. wie bei A.

Länge der Zonen am 22. III. 6 h p. m.:

I	13	12	11	13	13	12 mm	Mittl. Zuwachs von I u. II:
II	3,5	4	4	3	3,5	4 „	322 %
III	2	1,5	2	2	2	2 „	

Laubblatt grün, durchwachsen wie im blauen Licht.

Nun neu markiert und im Dunkelschrank bis 23. III. 6 h p. m.:

I	8	8	10	8	6	7 mm	Mittl. Zuwachs von I u. II:
II	3,5	3,5	3,5	3	3	4,5 „	182 %
III	2	2	2	2	2	2 „	

Neu markiert und im Dunkelschrank bis 24. III. 6 h p. m.:

I	11	14	14	11	13	15 mm	Mittl. Zuwachs von I u. II:
II	4	4	4,5	3,5	4	3 „	342 %
III	2	2	1,5	2	2	2 „	

Von besonderem Interesse ist in den Versuchen mit farbigem Lichte die Tatsache, daß im Dunkelschrank zunächst das Wachstum stark gehemmt bleibt, nach einiger Zeit aber wieder stärker wird; offenbar die Folge einer Nachwirkung des Lichteinflusses, die nach einiger Zeit wieder verschwindet. Aus diesen Versuchen, die mehrfach wiederholt wurden, ergibt sich, daß das durch Belichtung veranlaßte lebhafte Wachstum, das Ergrünen des Laubblattes sowie die Durchbrechung der Koleoptilen durch das Blatt allein nicht genügen, um das Wachstum des Hypokotyles wesentlich zu hemmen. Übrigens ist auch die enge Abhängigkeit, die zwischen Wachstumshemmung des Hypokotyls und Belichtungsintensität der Koleoptilen besteht, nicht mit der Annahme im Einklange, daß das Wachstum des Laubblattes und die Durchbrechung der Koleoptile der Einfluß sei, der die Hemmung auslöst. Aus dem Versuche 24 geht gleichzeitig hervor, daß auch nicht die Hemmung des Koleoptilwachstums, wie es mit der Durchbrechung Hand in Hand geht, der wesentliche Faktor sein kann. Außerdem ist dieses Wachstum auch vor der Durchbrechung der Koleoptile äußerst gering (vgl. auch Rothert 1894, S. 96).

Im übrigen habe ich direkt zu entscheiden versucht, ob die Wachstumshemmung eines Teiles der Koleoptile, wie sie mechanisch durch Eingipsen leicht erreichbar ist, das Wachstum des Hypo-

kotyles aufhebt. Die Keimlinge mit den eingegipsten Kotyledonen wurden durch ein Gewicht, das an einem über eine Rolle geleiteten Faden befestigt war, vor dem Umfallen geschützt. Die Länge der letzten und vorletzten Zone (à 2 mm) betrug nach 24 Stunden bei den Keimlingen

mit eingegipsten Koleoptilen:					bei den nicht eingegipsten:				
I . . .	14	12	8	8	I . .	15	12	15	18
II . . .	3	6,5	3	2	II . .	4	7	5,5	2,5

Danach also wird durch die mechanische Wachstumhemmung das Hypokotyl äußerst wenig beeinflußt.

Sonach bliebe nur noch die Frage zu entscheiden, ob nicht vielleicht die Assimilationstätigkeit des ersten Laubblattes (die Koleoptile ergrünt nicht nachweislich) verbunden mit der Ableitung der Assimilate die Bedingung ist, welche das Wachstum des Hypokotyles hemmt. So unwahrscheinlich diese Annahme ist, und zwar einmal deshalb, weil, wie besondere Versuche zeigten, auch schon kürzere (1—2stündige) Belichtung der Koleoptilen als zur Ergrünung der Chlorophyllkörner und zur Einleitung der Assimilationstätigkeit nötig ist, sowohl bei Belichtung des ganzen Keimlings, wie der Koleoptilen, genügt, um das Hypokotyl bei nachfolgender Verdunkelung stark im Wachstume zu hemmen, und zweitens deshalb, weil blaues und violettes Licht das Wachstum der Hypokotyle (vgl. Versuch 24) auch bei alleiniger Belichtung der Koleoptilen stärker hemmt als gelbes und orangefarbenes Licht, so mußte sie doch noch durch besondere Versuche geprüft werden. Zu dem Zwecke wurden die Keimlinge in kohlensäurefreiem Raum belichtet.

Versuch 25. (29.—30. IV. 1907.)

Zwei Kulturgefäße A und B mit gleich entwickelten etiolierten Keimlingen.

Schale A, bei welcher an einigen Keimlingen die Hypokotyle verdunkelt worden waren, unter tubulierter Glasglocke, auf matt geschliffenem Glasteller. Tubus durch Kork verschlossen. Durch den Kork führen zwei Glasröhren in das Innere, die eine bis zum Boden der Glocke. Die kurze Glasröhre ist zunächst mit einer Barytwasser enthaltenden Flasche, diese mit einer Reihe Gefäßen verbunden, in die Kalilauge oder mit KOH getränkte Bimssteinstücke gefüllt sind. Die andere Röhre, durch welche die Luft aus dem Glockeninnern entfernt wird, steht in Verbindung mit einer U-Röhre, die KOH enthält, und mit einem Aspirator.

Kulturschale B ebenso, aber ohne CO_2 absorbierende Gefäße.

Beide Glocken stehen am S.W.-Fenster des Laboratoriums. Das Fenster ist mit weißem Filtrierpapier beschattet; während des Versuches herrschte dauernd trübes Wetter.

Schale A: Vom 29. IV. 9^h a. m. (Versuchsbeginn) bis $7^{30\,h}$ p. m. CO_2 entfernt, ebenso am 30. IV. von 8^h a. m. bis 9^h a. m.

Länge der Zonen (= 2 mm) am 30. IV. 9^h a. m.

bei den ganz belichteten Keimlingen:

I	4	4,5	4,5	4	5	4	5	4,5	4,5	mm	61 % Zuwachs
II	2	2	2	2	2	2	2	2	2	„	

bei den partiell belichteten Keimlingen:

I	6	7,5	6	6	8	8	mm	144 % Zuwachs
II	2,5	3	3	2,5	3	3	„	

Schale B: Länge der Zonen (= 2 mm) am 30. IV. 9^h a. m.

bei den ganz belichteten Keimlingen:

I	5	4	4,5	5	mm	65 % Zuwachs
II	2	2	2	2	„	

bei den partiell belichteten Keimlingen:

I	8	6	6	6,5	5	6	mm	114 % Zuwachs.
II	2	2	2,3	2,5	2,5	2,5	„	

Wenn natürlich auch nicht behauptet werden darf, daß in diesen Versuchen die Assimilation ganz ausgeschlossen gewesen sei, weil ja die Atmungskohlensäure wenigstens zum Teil für die Assimilation zur Verfügung stand, so sieht man aus ihnen doch, daß die immerhin sehr wahrscheinliche Verminderung der Assimilation keinen Einfluß auf die Wachstumshemmung hatte. So wird man schließen müssen, daß die durch geringere Belichtung veranlaßte Assimilationsverminderung ebenfalls nicht für die Abhängigkeit der Wachstumshemmung von der Belichtungsintensität von Bedeutung sein kann.

Daß auch nicht mehrere der bisher erwähnten Faktoren zusammen genügen, um die Wachstumshemmung der partiell belichteten Keimlinge zu erklären, geht aus den Versuchsresultaten und ähnlichen Erwägungen hervor.

Sonach wäre durch Einengung mit der größten Wahrscheinlichkeit nachgewiesen, daß die Belichtung der Koleoptilen in anderer Weise wirkt, indem sie einen besonderen photischen Zustand schafft, welcher durch Reizleitung in basaler Richtung das Wachstum der Hypokotyle hemmt. Dafür spricht übrigens auch, daß die Koleoptile annähernd gleich empfindlich ist, wie das Hypokotyl (vgl. dazu Abschnitt IV A). Es liegt keinerlei Grund mehr vor, daran zu zweifeln, daß der Reizzustand, der durch das Licht in der Koleoptile induziert wird, übereinstimmt mit demjenigen, welcher in dem Hypokotyl durch Belichtung geschaffen wird. Aus dieser Analyse ergeben sich aber

in Verbindung mit den S. 102ff. zusammengefaßten Ergebnissen meiner Versuche nachstehende wichtige Folgerungen:

1. Aus der Reaktion der Hemmung des Hypokotylwachstums ist ersichtlich, daß das Hypokotyl ebenso wie die Koleoptile lichtempfindlich ist.

2. Die Lichtempfindlichkeit des Hypokotyls ist sogar sehr groß.

3. Die Koleoptilspitze besitzt keine bevorzugte Empfindlichkeit.

4. Der Lichtreiz kann von der belichteten Koleoptile basalwärts in das verdunkelte Hypokotyl geleitet werden, nicht aber spitzenwärts von belichteten Hypokotylteilen in verdunkelte Hypokotylteile oder in die verdunkelte Koleoptile.

Schon durch Rotherts Untersuchungen, die sich durch genaue und kritische Beobachtungen auszeichnen, wissen wir bekanntlich, daß für die phototropische Empfindlichkeit andere Gesetzmäßigkeiten gelten. Schon aus meinen Tabellen, die seine Angaben im wesentlichen bestätigen, geht hervor, daß das Hypokotyl nicht phototropisch empfindlich ist. Da ich aber stets einige solche Keimlinge fand, die sich trotz verdunkelter Koleoptile phototropisch krümmten, so schien es mir zweckmäßig, statistisch noch einige Zahlen festzustellen.

Versuch 26. (12.—15. III. 1907).

Kulturschale ganz hinten in die phototropische, vorn offene Kammer auf den Laboratoriumstisch gestellt. 17 Koleoptilen mit Stanniolkäppchen verdunkelt. Einseitige Belichtung von S.W.

12. III. nach 8 Stunden:	ohne	Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit	„	2	mittel	„
			15	nicht	„
13. III. nach 8 Stunden:	ohne	Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit	„	4	mittel	„
			13	nicht	„
14. III. nach 5 Stunden:	ohne	Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit	„	5	mittel	„
			13	nicht	„
um 3 h um 180°	gedreht.				
um 7 h	ohne	Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit	„	17	nicht	„
15. III. nach 5 Stunden:	ohne	Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit	„	3	mittel	„
			14	nicht	„

Versuch 27. (20.—21. III. 1907.)

Wie im vorigen Versuch, aber in die Mitte der vorn offenen phototropischen Kammer. 23 Koleoptilen mit Stanniolkäppchen verdunkelt.

20. III. nach 8 Stunden:	ohne Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit „	4	mittel	„
		19	nicht	„
um 180° gedreht.				
21. III. nach 8 Stunden:	ohne Käppchen	alle	stark	phototropisch
	mit „	4	mittel	„
		19	nicht	„

Demnach haben sich von 36 Keimlingen mit verdunkelten Koleoptilen etwa 6—9 oder 17—25 % phototropisch gekrümmt. Das stimmt ungefähr mit meinen sonstigen Erfahrungen, auch bei höheren Lichtintensitäten, überein. Wohl zu beachten ist aber, daß die Wachstumshemmung der Hypokotyle in keiner Weise davon beeinflußt wird, ob das Hypokotyl in geringerem oder höherem Maße phototropisch empfindlich ist oder nicht.

Daraus geht aber als interessanteste Schlußfolgerung hervor, daß die phototropische Empfindlichkeit nicht schlechthin anzeigt, welche Organteile das Licht perzipieren. Denn auch das im allgemeinen nicht phototropische Hypokotyl ist in hohem Maße lichtempfindlich, wie aus der Hemmung des Koleoptilwachstums hervorgeht.

Damit haben sich aber die theoretischen Betrachtungen eingangs meiner Abhandlung als richtig erwiesen.

Meine Versuchsergebnisse besitzen außerdem ein gewisses Interesse für das Problem des Etiolements, für welches sie einige wichtige Schlußfolgerungen gestatten. Ehe ich darauf näher eingehe, wird es sich empfehlen, zunächst noch über Versuche mit anderen Keimlingen zu berichten. Beziehen sie sich auch auf lauter solche Pflanzen, bei denen die phototropische Empfindlichkeit nicht auf eine kleine Zone beschränkt ist, so sind sie doch geeignet, manche Ergebnisse meiner Versuche mit *Panicum* weiter zu bestätigen. Dies erschien namentlich auch wegen der geringen Größe der *Panicum*-Keimlinge nicht unerwünscht.

Abschnitt III.

A. Versuche mit *Sorghum Dora* Griseb.

In *Sorghum Dora*, wovon mir eine Samenprobe aus dem botanischen Garten Florenz in die Hände kam, lernte ich ein recht

brauchbares Versuchsobjekt kennen. Die Direktion des Gartens sandte mir auf meine Bitte in entgegenkommendster Weise eine größere Portion Körner dieser Pflanze, wofür ich auch hier meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Die Keimlinge gehören zum Paniceentypus. Ihr Hypokotyl wird im Dunkeln bei einer Dicke von 1 mm bis zu 10 cm, die Koleoptile bei einer Dicke von 1,5 mm 20—30 mm lang. Die Wachstumsverteilung im Hypokotyl ist dieselbe wie bei *Panicum*, nur ist die wachsende Zone etwas länger. Die Keimlinge haben eine gewisse Ähnlichkeit mit denen von jenem „*Sorghum vulgare*“, das Rothert (1894, S. 75ff.) aus Kazan erhielt. Entsprechende Versuche über die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit zeigten mir, daß auch das Hypokotyl bei vielen Exemplaren phototropisch empfindlich ist. Gegen Einschnitte in die Koleoptilen scheinen die Keimlinge eine recht geringe Sensibilität zu besitzen, sodaß sie sich wohl gut für Versuche über die phototropische Reizleitung eignen dürften (vgl. Fitting 1907 a).

Die Versuche über die Wachstumshemmung nahmen den gleichen Verlauf wie bei *Panicum*, nachdem durch Vorversuche ermittelt worden war, daß die Verdunkelungseinrichtungen an sich das Wachstum der Hypokotyle nicht hemmen. Sie sind in umstehender Tabelle zusammengestellt.

Die Ergebnisse sind also bis in Einzelheiten die gleichen wie bei *Panicum*, sodaß auf die Zusammenstellung für letztere Pflanze auf Seite 112 verwiesen werden kann. Nur sind die Keimlinge von *Sorghum* viel lichtempfindlicher. Im besonderen sei hervorgehoben, daß die Lichtempfindlichkeit, gemessen an der Wachstumshemmung des Hypokotyls, nicht hinter der der Koleoptile zurücksteht. Alleinige Belichtung der Koleoptile oder eines Teiles von ihr genügt schon, um eine gewisse Wachstumshemmung des Hypokotyls auszulösen. Der Koleoptilspitze kommt aber keineswegs eine besonders große Empfindlichkeit zu.

Wie bei *Panicum* war nun weiter zu untersuchen, ob die Wachstumshemmung, die durch partielle Belichtung der Keimlinge ausgelöst wird, durch einen den Hypokotylen zugeleiteten Lichtreiz bedingt wird, oder ob sonstige Korrelationen im Spiele sind. Versuche (vgl. auch die obige Tabelle) und Überlegungen gleicher Art wie bei *Panicum* lehren, daß dafür in der Tat alle Wahrscheinlichkeit spricht: sowohl für das Hypokotyl wie auch für den Kotyledo.

Tabelle III. *Sorghum Dora.*

Versuchszahl, -datum und -dauer	Art der Belichtung	I. Gruppe ganz belichtet	II. Gruppe Koleoptile belichtet	III. Gruppe Hypokotyl belichtet	IV. Gruppe ganz dunkel	Verhältnis
28. 26./27. II. 07 32 Stdn.	Schale am S.W.-Fenster des Laboratoriums.	0 %	30 %	45 %	287 %	
29. 11./12. III. 07 28 Stdn.	Schale auf Klinostaten in phototropisch. Kammer mit 10 cm breitem Lichtspalt, ca. 6 cm vom Spalt entfernt. Am S.W.-Fenster.	0 %	29 %	57 %	207 %	
30. 12./13. III. 07 23 Stdn.	Wie vorige, aber ca. 2 m vom Fenster entfernt.	6,2 %	48 %	70 %	161 %	1 : 8 : 11,7 : 26,8
31. 11./12. III. 07 28 Stdn.	Ebenso.	7,5 %	76 %	47 %	206 %	1 : 9,5 : 6 : 25,7
32. 23./24. III. 07 24 Stdn.	Schale in vorn offener phototropisch. Kammer, ca. 10 cm von Öffnung entfernt. Kammer ca. 50 cm v. S.W.-Fenster entfernt.	9 %	6/7 — 1/5 der Kol. belicht. 45 % — 112 %	57 %		1 : 5 [: 12,4] : 6,3
33. 23./24. III. 07 23 Stdn.	Schale auf Klinostaten in phototropisch. Kammer mit 10 cm breitem Spalt, ca. 6 cm vom Spalt entfernt. Kammer 1,50 m vom Fenster entfernt.	14 %	9/10 — 0,14 der Kol. belicht. 67 % — 106 % (14 % und 67 %: Koleopt. gleich weit durchwachsen)	67 %	212 %	1 : 4,8[1] : 4,8 : 15
34. 10./11. III. 07 23 Stdn.	Schale in vorn offener phototropisch. Kammer, ca. 20 cm von Öffnung entfernt, am S.W.-Fenst.	17 %	117 %	107 %	200 %	1 : 6,9 : 6,3 : 11,8
35. 26./27. II. 07 23 Stdn.	Ebenso.	21 %		100 %		1 : 5
36. 23./24. III. 07 23 Stdn.	Ebenso, aber Schale ca. 30 cm v. Öffnung entf.	25 %	4/5 — 1/5 der Kol. belicht. 99 % — 214 %	108 %	282 %	1 : 4[1] : 4,1 : 11
37. 20./21. III. 07 23 Stdn.	Ebenso, aber Schale ca. 35 cm von Öffnung, Kammer ca. 2 m vom S.W.-Fenster entfernt.	47 %	1/2 — 1/5 der Kol. belicht. 172 % — 218 %	153 %	245 %	1 : 3,6[1] : 3,2 : 5,2
		Kol. b. allen gleich weit durchwachs.				
38. 11./12. III. 07 28 Stdn.	Ebenso, aber Schale noch etwas weiter v. Öffnung der Kammer entfernt.	60 %	97 %	84 %	249 %	1 : 1,6 : 1,4 : 4,2

1) Nur für die Koleoptilen berechnet, bei denen eine große Strecke belichtet worden war.

Nach der Durchbrechung der Koleoptile wird wohl das Wachstum des Hypokotyls etwas verlangsamt, aber längst nicht in dem Maße wie durch Belichtung des Keimblattes. Schon sehr kurze Belichtung (15 Minuten bis 2 Stunden) der Koleoptile genügt, um das Wachstum des Hypokotyls sehr bedeutend zu hemmen.

Über die phototropische Empfindlichkeit habe ich mich durch besondere Versuche orientiert. Danach ist auch das Hypokotyl bei direkter Beleuchtung phototropisch empfindlich, offenbar aber weniger als der Kotyledo. Jedoch genügt die Belichtung der Koleoptilspitze, um in dem verdunkelten Hypokotyle eine annähernd maximale phototropische Krümmung auszulösen. Doch sei darauf hingewiesen, daß die individuellen Verschiedenheiten exakten Feststellungen in dieser Hinsicht hinderlich sind. Wie dem auch sei, soviel läßt sich aus meinen Beobachtungen mit Sicherheit sagen, daß sich phototropisch die Keimlinge von *Sorghum Dora* etwas anders verhalten wie die *Panicum*-Keimlinge. Um so interessanter ist die sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen beiden Keimlingen in der Wachstumshemmung des Hypokotyls durch partielle Belichtung: ein neuer Beweis dafür, daß beide Lichtempfindlichkeiten, welche Phototropismus und Wachtumshemmung auslösen, nicht miteinander übereinstimmen können.

B. Versuche mit *Sorghum vulgare Pers.*

Im Hinblick auf die Frage, ob nicht die durch alleinige Belichtung der Koleoptile im Hypokotyl ausgelöste Wachstumshemmung zum Teil auf der Durchbrechung des Kotyledo und dem Wachstum des Laubblattes beruhen könnte, sind einige weitere Versuche mit *Sorghum vulgare* von Interesse. Dessen Keimlinge verhalten sich phototropisch etwa so wie die von *Sorghum Dora.*

Versuch 39. (22.—23. III. 1907.)

Kulturschale in die Mitte der vorn offenen phototropischen Kammer auf dem Laboratoriumstisch 1,5—2 m vom S.W.-Fenster aufgestellt, so daß der Topfrand ca. 50—20 cm von der Öffnung der Kammer entfernt war.

Mittlerer Zuwachs der beiden obersten Zonen (à 2—2,5 mm) in 24 Stunden:

Gruppe I ganz belichtet	Gruppe II Koleoptile belichtet	Gruppe III Hypokotyl belichtet	Gruppe IV ganz verdunkelt	Verhältnis der Zuwachse
43 %	163 %	224 %[1]	392 %	1 : 3,8 : 5 : 9

1) Letzte Zone von 2,5 mm Länge, verdunkelt: 335 %.

Bei Beendigung des Versuches war bei **keiner** Gruppe die Koleoptile durchwachsen! Das Laubblatt war zwar schwach ergrünt, aber wenig gewachsen.

Das Ergebnis ist annähernd das gleiche wie bei *Sorghum Dora*, nur daß die Belichtung der Koleoptile das Wachstum des verdunkelten Hypokotyls etwas stärker gehemmt hat.

C. Versuche mit *Zea Mays*.

Auch diese Keimlinge folgen nach Gestalt und Wachstumsverteilung dem Paniceentypus. Wegen ihrer Dicke schienen sie für meine Versuche wohl geeignet. Jedoch läßt sich mit ihnen nicht sehr gut arbeiten, weil sie störende Nutationen machen, und weil sie gegen trockene Luft sehr empfindlich sind. Diese Empfindlichkeit spricht sich darin aus, daß die im relativ feuchten Dunkelschrank des Laboratoriums lebhaft wachsenden Hypokotyle ihr Wachstum sofort einstellen, wenn man sie aus dem Schrank in das Zimmer bringt, auch dann, wenn man die Keimlinge ganz oder teilweise verdunkelt. Diese Wachstumshemmung kann man indessen leicht dadurch verhindern, daß man die Kulturen unter Glasglocken in einen feuchten Raum stellt. Die Verdunkelungseinrichtungen an sich hemmen das Wachstum nicht. Letzteres verteilt sich auf eine wesentlich größere Zone im oberen Teile des Hypokotyls (bis zu 1—2 cm) als bei den bisherigen Keimlingen.

Schon Wiesner (1893, S. 341ff.) und Goff (1901) zeigten, daß das Wachstum des Hypokotyls durch Licht gehemmt wird.

Tabelle IV.

Versuchszahl, -Datum und -Dauer	Art der Belichtung	I. Gruppe ganz dunkel	II. Gruppe Koleoptile belichtet	III. Gruppe Hypokotyl belichtet	IV. Gruppe ganz dunkel	Verhältnis
40. 4./5. III. 07 23 Stdn.	Am S.W.-Fenster des Laborator.; ohne Sonne.	16 %	28 %	41 %	104 %	1 : 1,7 : 2,7 : 6
41. 12./13. III. 07 23 Stdn.	Ebenso.	34 %	40 %	51 %	177 %	1 : 1,2 : 1,5 : 5
42. 11./12. III. 07 23 Stdn.	Auf dem Tisch des Laborator., ca. 2 m v. S.W.-Fenst. entf.; ohne Sonne.	33 %	67 %	94 %	187 %	1 : 2 : 2,8 : 5,7

Die partielle Belichtung hat also einen ganz ähnlichen Einfluß auf das Wachstum dieser Keimlinge, wie auf das von *Sorghum* und *Panicum*: Hypokotyl und Koleoptile sind beide, die Koleoptile, wie es scheint, etwas stärker empfindlich. Auch hier geht von der belichteten Koleoptile ein Einfluß auf das verdunkelte Hypokotyl aus, wodurch dessen Wachstum bedeutend gehemmt wird.

Ferner wird das Wachstum der verdunkelten Basis des Keimblatts durch Belichtung der Keimblattspitze gehemmt, was sich übrigens auch für *Sorghum Dora* leicht nachweisen läßt. Der Einfluß des Lichtes auf die Keimlingsspitze dürfte ebenfalls wie in den bisherigen Fällen in der Leitung eines Lichtreizes bestehen. Über die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit ist es wegen der sehr lebhaften Nutationen der Keimlinge nicht ganz leicht, sich zu orientieren. Von 78 mit verschiedenen Belichtungsintensitäten bei Zimmertemperatur und bei 29° einseitig belichteten Keimlingen krümmten sich phototropisch 73; von 38, bei denen die Hypokotyle allein belichtet wurden, ca. 10; von 60, bei denen das Licht allein auf die Koleoptilen fiel, 42 und zwar durchschnittlich stärker als jene. Daraus wird man schließen dürfen, daß vorzugsweise die Koleoptilen empfindlich sind, daß aber auch bei einer ganzen Anzahl von Keimlingen das Hypokotyl selbst den phototropischen Reiz perzipieren kann.

D. Versuche mit *Tinantia fugax.*

Bei Massart (1902, S. 24) findet sich für die Keimlinge von *Tinantia fugax* und *Commelina coelestis* die Angabe, daß die Kotyledonen sich verlängerten, bis sie den Boden durchbrochen hätten und ans Licht getreten seien. Dann stehe das Wachstum still. Säe man die Samen tief, so wüchsen die Kotyledonen solange, bis sie ans Licht kämen. Nach Belichtung der Keimpflanzen stehe das Wachstum still. Welcher Teil der Keimpflanzen belichtet werden muß, um das Wachstum zu hemmen, wird nicht mitgeteilt. Ich vermutete ähnliche Verhältnisse wie bei den Graskeimlingen und entschloß mich deshalb zu einer Prüfung der Frage.

Die Keimlinge dieser Commelinaceen haben in mancher Hinsicht eine auffallende Ähnlichkeit mit den Paniceenkeimlingen. Bei *Tinantia fugax* erhebt sich auf einem Hypokotyle von ca. 1 mm Dicke, das im Dunkeln durch akropetales Wachstum bis zu 5 cm lang werden kann, eine 3—4 mm lange Kotyledonarscheide von

1,5 mm Dicke, welche das nächste Laubblatt zunächst umschließt. Erst nach einer längeren Belichtung durchbricht das Laubblatt diesen Teil des Kotyledo. Ähnlich ist der Keimling von *Commelina coelestis* gebaut; doch bleibt das Hypokotyl hier auch im Dunkeln verhältnismäßig recht kurz und durchbricht das Laubblatt des Kotyledo ziemlich früh. Für meine Versuche eignete sich deshalb nur *Tinantia fugax.* Die Methodik war die gleiche wie früher. Über die Wachstumsverteilung im Hypokotyle gibt zunächst folgender Versuch, der im Dunkelschrank ausgeführt wurde, Aufschluß.

Versuch 43. (16.—19. III. 1907).

Etiolierte Keimlinge von 17—20 mm Länge. Hypokotyle mit 2,5 mm langen Zonen markiert. Nach 72 Stunden ist die Länge der Zonen folgende:

Keimling . . .	I	II	III
Zone I . . .	35	34	40 mm
„ II . . .	10	13	10 „
„ III . . .	5	8	5,5 „
„ IV . . .	3	4	3,5 „
„ V . . .	2,5	2,5	2,5 „
„ VI . . .	2,5	2,5	2,5 „

Von den Versuchen mit partieller Belichtung will ich der Gleichmäßigkeit ihres Ausfalles wegen nur die Ergebnisse eines einzigen mitteilen.

Versuch 44. (23.—25. III. 1907).

Etiolierte Keimlinge. Am S.W.-Fenster des Laboratoriums vor Sonne geschützt aufgestellt. Versuchsdauer vom 23. III. 10 h a. m. bis 25. III. 8 h a. m.

Mittlerer Zuwachs der beiden obersten Zonen (à 2—2,5 mm):

Gruppe I ganz belichtet	Gruppe II Koleoptile belichtet	Gruppe III Hypokotyl belichtet	Gruppe IV ganz verdunkelt	Verhältnis der Zuwachse
34 %	79 %	148 %	270 %	1 : 2,3 : 4,3 : 8

Diese Keimlinge sind also viel weniger lichtempfindlich als die der untersuchten Gräser. Das tritt bei weniger intensiver Beleuchtung, wie sie in anderen Versuchen verwendet wurde, noch viel deutlicher hervor. Im übrigen aber ist das Ergebnis das gleiche wie bisher: Bei Belichtung des ganzen Keimlings ist die Wachstumshemmung am stärksten, bei partieller Belichtung allein des Kotyledo oder allein des Hypokotyls ist sie geringer. Die Hemmung ist anscheinend etwas größer, wenn der Kotyledo be-

leuchtet wird, wie wenn das Hypokotyl allein Licht empfängt. Da die Kotyledonarscheide aber sehr kurz ist (3—4 mm lang), so ist es sehr wohl möglich, daß der Einfluß der Beleuchtung des Kotyledo nur deshalb größer ist, weil sich etwas Licht zum Hypokotyl einschleicht.

Auch für *Tinantia* ist es leicht, einzusehen, daß der Einfluß des Lichtes bei partieller Belichtung von den direkt belichteten Teilen ausgehen muß. Die Wachstumshemmung kann nicht allein von der Durchbrechung des Kotyledo durch das nächste Laubblatt, dem Wachstum und dem Ergrünen dieses Blattes abhängen. Das zeigt der folgende Versuch.

Versuch 45. (23.—25. III. 1907).

Schale mit etiolierten, ca. 10 mm langen Keimlingen, so in die Mitte der vorn offenen phototropischen Kammer gestellt, daß der vordere Rand der Schale ca. 15 cm von der Öffnung entfernt ist. Die Kammer steht am S.W.-Fenster des Laboratoriums. Die Keimlinge krümmen sich stark phototropisch. Nach 2 Tagen sind die Kotyledonen von den ergrünten Laubblättern durchbrochen, die Laubblätter sind lebhaft gewachsen. Nun werden Zonen von 2—3 mm Länge markiert. Nach 48 Stunden sind die obersten Zonen folgendermaßen verlängert:

Zone I . . .	23	26	21	20	mm
„ II . . .	7	6	6	7	„
„ III . . .	4	3,5	4	4	„
„ IV . . .	2,5	2	3	3	„

So führen also auch die Versuche von *Tinantia* mit sehr großer Wahrscheinlichkeit zu dem Ergebnisse, daß es die Transmission eines Lichtreizes ist, welche bei alleiniger Belichtung des Kotyledo das Wachstum des Hypokotyles hemmt.

Auch über die phototropische Empfindlichkeit habe ich mich informiert. Danach ist das Hypokotyl phototropisch empfindlich und zwar annähernd ebenso sehr wie der Kotyledo. Von dem Kotyledo kann ein phototropischer Reiz in das Hypokotyl geleitet werden.

Einige Versuche mit anderen Gräsern enthält der nächste, theoretische Abschnitt.

Die Ergebnisse dieses Abschnittes lauten in kurzer Zusammenfassung:

Auch bei *Sorghum Dora*, *Sorghum vulgare*, *Zea Mays* und *Tinantia fugax* sind die Keimlinge für Licht in der Weise empfindlich, daß das Wachstum des Hypokotyls gehemmt wird. Schon durch partielle Belichtung, sei es des Kotyledo, sei es des Hypo-

kotyls, wird das Wachstum des letzteren, wenn auch weniger intensiv als bei Belichtung des ganzen Keimlings, und in beiden Fällen annähernd gleich stark gehemmt. Auch in der Basis des Keimblattes wird bei alleiniger Belichtung der Keimblattspitze das Wachstum gehemmt. Der von dem belichteteu Kotyledo, aber nicht allein oder vorzugsweise von seiner Spitze ausgehende Einfluß beruht mit sehr großer Wahrscheinlichkeit auf einem Lichtreize, der in das Hypokotyl geleitet wird. Dieser Lichtreiz kann aber wie bei *Panicum* nur basipetal transmittiert werden.

Abschnitt IV. Theoretische Folgerungen.

A. Verhältnis der phototropischen Empfindlichkeit und der phototropischen Hemmungsempfindlichkeit.

Durch meine Versuche ist, denke ich, in einwandfreier Weise erwiesen, daß eine lokalisierte, in Phototropismus sich äußernde Lichtempfindlichkeit nicht als Anzeichen eines lokalisierten Lichtperzeptionsvermögens betrachtet werden darf. Auch außerhalb der allein oder vorzugsweise phototropisch empfindlichen Zone besteht eine hohe Lichtempfindlichkeit, indem auch solche Teile das Licht perzipieren, die phototropisch nur nach Zuleitung eines tropistischen Reizes von anderer Stelle her reagieren. Zugleich freilich ließ sich äußerst wahrscheinlich machen, daß von der phototropisch allein empfindlichen Keimlingsspitze, abgesehen von dem phototropischen auch ein wachstumshemmender Lichtreiz geleitet wird. Von Interesse wäre es, wenn sich weiterhin noch der umgekehrte Fall finden ließe, daß phototropisch empfindlich nur die tropistisch reagierende Zone ist, während allein ein wachstumshemmender, aber kein tropistischer Lichtreiz von anderer Stelle abgeleitet werden kann. Nach solchen Beispielen habe ich bisher vergeblich gesucht.

Da sich also bei den Paniceenkeimlingen sowohl die Koleoptilen wie die Hypokotyle mittels der Reaktion der Wachstumshemmung des Hypokotyls als lichtempfindlich erwiesen haben, so entsteht die Frage, wie groß nach der Stärke der Hemmung die relative Empfindlichkeit der Koleoptile einer-, des Hypokotyls anderseits geschätzt werden darf. Wenn auch das Wachstum annähernd gleich stark bei direkter Reizung des Hypokotyls wie bei Belichtung der Koleoptile, ja sogar im letzteren Falle noch etwas intensiver beeinflußt wird, so wäre es doch verfehlt, ohne weiteres

zu schließen, daß beide Keimlingsteile gleich empfindlich, oder gar die Koleoptilen noch etwas empfindlicher seien als das Hypokotyl. Denn für die Beurteilung der Empfindlichkeit wird immer die Größe der Reizstelle berücksichtigt werden müssen. Danach wäre bei gleicher Reaktionsintensität caeteris paribus die Empfindlichkeit umgekehrt proportional der Größe der perzipierenden Fläche zu setzen. Da der wachstumshemmende Lichtreiz, wie ich zeigte, nur basalwärts geleitet wird, so kommt beim Hypokotyl als Perzeptionsorgan nur die $1^1/_2$—3 mm lange Wachstumszone, demgegenüber aber die gesamte Koleoptile von 7—10 mm Länge (abzüglich 1—2 mm der Basis, die man notgedrungen verdunkeln muß) für die Beurteilung der Empfindlichkeit in Betracht. Daraus würde man unter der Annahme, daß die Reizleitung mit der Entfernung vom Reizorte an Intensität nicht abnimmt, und unter der Voraussetzung, daß die Wachstumshemmung bei Belichtung der Koleoptile oder bei Belichtung des Hypokotyls gleich groß ist, schließen müssen, daß der Kotyledo nur $^1/_2$ oder $^1/_3$ so empfindlich ist, wie das Hypokotyl. Da aber die Reizleitung vielleicht mit einem „Dekrement" verbunden ist, so kann die Empfindlichkeit der Koleoptile auch etwas größer, vielleicht sogar so groß, wie die des Hypokotyls, wohl sicher aber nicht größer angenommen werden.

Weiter legen meine Versuchsergebnisse von neuem die Frage nahe, was die phototropische Empfindlichkeit mit derjenigen Lichtperzeption zu tun habe, die sich in der Wachstumshemmung äußert. Zunächst wäre es ja denkbar, daß das phototropische Perzeptionsvermögen völlig verschieden sei von einer anderen wachstumshemmenden Lichtperzeption. Dann wäre die Verschiedenheit zwischen beiden Empfindlichkeiten ja leicht verständlich. Beweisen läßt sich diese Annahme zunächst nicht. Übrigens spricht auch für sie gar nichts. Wahrscheinlicher dünkt es mich, daß das Perzeptionsvermögen für beide Arten von Sensibilitäten gleich ist, und daß der Unterschied in der Verteilung beider seine Ursachen in einer Verschiedenheit der an die Reizperzeption sich anschließenden, weiteren Glieder beider Reizprozesse hat. In einer früheren Arbeit habe ich versucht, das Wesen der phototropischen Reizleitung zu analysieren. Ich kam zu dem Ergebnisse, es müsse für die phototropische Erregung charakteristisch sein, daß nach der Perzeption in den Elementarteilen der Perzeptionszone ein besonderer polarer Gegensatz erzeugt werde. Ich erwog schon dort (Fitting, 1907 a, S. 146 ff.) die Möglichkeit, ob nicht vielleicht die Lokalisation der

phototropischen Empfindlichkeit darauf zurückzuführen sei, daß dieser polare Gegensatz eben nur in der phototropisch empfindlichen Zone und zwar im Anschluß an die Lichtperzeption geschaffen werden könne. Auf diese Ausführungen sei hier verwiesen.

Solche Überlegungen führen zu einem Probleme von weit allgemeinerer reizphysiologischer Bedeutung: nämlich auf die Frage, wie viele verschiedene Perzeptionsarten es für das Licht gibt, und welche Reizreaktionen sich auf verschiedene, welche auf gleiche Perzeptionsprozesse zurückführen lassen. Dafür wird man einen Anhalt suchen müssen in der Verschiedenheit der Bedingungen, von denen die Perzeption abhängig ist, und vor allem in den Eigenschaften, welche die verschiedenen Reizvorgänge zeigen. Überblickt man alle Tatsachen, die in dieser Richtung für die Beurteilung zur Verfügung stehen, so kann man sich des Eindruckes nicht erwehren, daß zurzeit aus solchen Verschiedenheiten der Bedingungen der Perzeption verhältnismäßig wenig gefolgert werden könne. So z. B. ist aus der sehr beachtenswerten Tatsache, daß bald die blauen und violetten, bald die gelben und orangenen Lichtstrahlen die Perzeption vornehmlich auslösen, deshalb sehr wenig auf die Verschiedenheiten von Perzeptionen zu schließen, weil schon Sensibilisierungsvorgänge verschiedener Art die Verschiedenheiten bedingen könnten. Günstiger scheinen mir für die Beurteilung der Gleich- oder Ungleichwertigkeit der Perzeption bei verschiedenen Reizvorgängen gewisse Eigenschaften zu sein, welche der Ablauf dieser Reizprozesse selbst darbietet. Wenn z. B. der phototropische Reiz von dem Kotyledo oder seiner Spitze in das Hypokotyl geleitet wird, desgleichen der wachstumshemmende Lichtreiz, und zwar beide nur in basaler Richtung, so wird man daraus zwar noch nicht folgern können, daß wahrscheinlich beide Vorgänge einen und denselben Perzeptionsprozeß besitzen, aber doch in Verbindung mit den sonst vorliegenden Tatsachen vielleicht sagen dürfen, daß schon die Perzeption bei diesen Reizvorgängen in gewisser Hinsicht verschieden ist von dem Perzeptionsvorgang desjenigen Reizprozesses, der mit dem Ergrünen der Chlorophyllkörner abschließt und der immer, z. B. auch in der schwach ergrünenden Koleoptile von *Zea Mays*, ganz streng auf die belichtete Strecke beschränkt bleibt. Möglicherweise werden sich solche Gesichtspunkte im weiteren Verlaufe der Forschung noch besser zur Beurteilung der Perzeptionen verwenden lassen, als es zurzeit wegen der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnisse möglich ist.

Daß Tatsachen solcher Art, wie ich sie in meiner Abhandlung mitgeteilt habe, bei der Frage nach dem Vorhandensein besonderer „Sinnesorgane“ nicht unbeachtet bleiben dürfen, darauf sei nur ganz beiläufig hingewiesen.

B. Folgerungen, die sich aus meinen Ergebnissen für die Lehre vom Etiolement ableiten lassen.

So gut wir auch bei den verschiedensten Gewächsen über die äußeren Erscheinungen des Etiolements durch die Bemühungen zahlreicher Forscher unterrichtet sind, so ist doch eine eingehendere Analyse dieser formativen Vorgänge in ätiologischer Richtung bisher kaum versucht worden. Auch lassen sich verhältnismäßig nur wenige Angaben aus der umfangreichen Literatur zusammentragen, an die sich eine solche Zergliederung mit Erfolg anschließen könnte, weil nur in seltensten Fällen die Fragestellungen für eine bestimmte Pflanzenart weit genug eingeengt wurden.

Freilich kann kein Zweifel sein, daß für die Formänderungen, wie sie bei Ausschluß des Lichtes im Etiolement sich geltend machen, eben der Lichtmangel der entscheidende Faktor ist. Wie weit er aber direkt oder indirekt als Reizanlaß bei der normalen Gestaltung in Betracht kommt, wie weit daneben die normale Funktion dieser oder jener Teile, z. B. der assimilierenden[1]) Blätter, von Bedeutung ist und hiermit oder mit der Ernährung verknüpfte korrelative Beziehungen die Form bedingen, ist zurzeit im einzelnen oft schwer zu sagen. Wenn uns auch das Etiolement bei den nicht assimilierenden Pilzen deutlich zeigt, daß die Unterdrückung der Assimilation nicht ein auslösender Faktor für das Etiolement zu sein braucht, so schließt diese Beobachtung doch nicht aus, daß bei manchen grünen Pflanzen z. B. die Assimilation, d. h. also eine der normalen Funktionen, mitbestimmend für die Gestaltung sein könnte. Die generelle Beurteilung dieser und anderer Fragen wird durch die große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen des Etiolements erschwert.

Eine Analyse des Etiolements muß natürlich stets von den äußeren Erscheinungen dieser Gestaltungsänderungen ausgehen. Auffallenderweise haben sich die bisherigen Forscher fast ohne Ausnahme nur mit den Ursachen der Blattform im Etiolement, nicht dagegen mit denen der abnormen Überverlängerung der Inter-

---

1) Die Transpiration kann hier unbeachtet bleiben.

nodien beschäftigt. So lassen die vorliegenden Untersuchungen nur für das Blatt eine ziemlich weite Einengung der wirksamen Faktoren zu.

a) Das Blatt. Wenn auch die am Lichte ergrünten, ausgewachsenen oder noch nicht entfalteten Blätter oder die Teile von solchen (Busch 1889, S. 29 und 1889 a, S. 30) vieler, doch längst nicht aller Pflanzen für die Aufhebung der normalen Assimilationsfunktion durch Verdunkelung (vgl. z. B. Jost 1895; Mac Dougal 1896, S. 529 ff.) oder noch mehr für die Entziehung der Kohlensäure (Saussure 1804, S. 34 ff.; Mer 1875, S. 198; Corenwinder 1876, S. 1159 ff.; Vöchting 1891; Jost 1895, S. 448 ff.; Téodoresco 1899 b, S. 463) sehr empfindlich sind, vergilben und absterben, so zeigt doch die Tatsache, daß Blätter der gleichen Pflanzen im Dunkeln (Sachs, 1865, S. 121; 1887, S. 540 ff.; Frank 1892, S. 396; Amelung 1894, S. 204 ff.; Téodoresco 1899, S. 369 ff.) oder am Lichte im kohlensäurearmen Raume (Vines 1878; Godlewski 1879; Vöchting 1891, S. 135 ff.; Téodoreso 1899 b, S. 456 ff.) zur Entwicklung gebracht, nicht absterben, sondern weiter wachsen und unter Umständen sogar normale Größe erreichen können (Jost 1895; Mac Dougal 1896; Vogt 1898, S. 20 ff.; Mac Dougal 1903, S. 22), daß die Verhinderung der Assimilation nicht der Hauptanlaß für das Etiolement des Blattes ist. Eben dieselben Beobachtungen lehren gleichzeitig, daß wenigstens bei vielen Pflanzen auch nicht die durch den Lichtmangel aufgehobene Möglichkeit einer Selbsternährung des Blattes allein maßgebend sein kann. Auch nicht der Nahrungsmangel im verdunkelten Sprosse und in den verdunkelten Blättern kann allein die Ursache der Formgestaltung des Blattes im Etiolement sein, da auch Keimblätter, die mit Reservestoffen angefüllt sind (Godlewski 1879) und die ersten Blätter der Triebe von Kartoffelknollen und Betarüben, denen genug Nährstoffe zugänglich sind, dem Etiolement unterliegen (z. B. Frank 1892, S. 395).

Vielmehr lehren einige Tatsachen von sehr großer Bedeutung, daß offenbar das Licht als Reizanlaß (der bei dauernder Einwirkung oder genügender Intensität das Wachstum der Blätter schließlich auch wieder hemmen kann; vgl. Prantl 1873, S. 371 ff.) eine große Bedeutung für die normale Ausbildung der Blätter besitzt. Batalin (1871, S. 669 ff.) machte zuerst die wichtige Entdeckung, die inzwischen mehrfach bestätigt wurde (Mer 1875, S. 197; Vogt 1898, S. 26 für das Blatt von *Phaseolus* und Godlewski 1879, S. 139 für die Keimlinge von *Raphanus)*, daß man bei ver-

dunkelten Pflanzen verschiedener Art dann Blätter von völlig oder fast völlig normaler Größe erhalten kann, wenn man die verdunkelten Pflanzen in Zwischenräumen von 24 Stunden je $1^1/_2$ — 3 Stunden intermittierend beleuchtet, obwohl sie dabei weder ergrünen, noch selbst Nahrungsstoffe produzieren können. Das gleiche beweist Godlewskis Angabe (1879, S. 106), daß auch isolierte, mit Nährstoffen vollgepfropfte Kotyledonen von *Raphanus*, die im Dunkeln etiolieren, im Lichte normale Größe annehmen, und die Beobachtung von Mer (1875, S. 197; vgl. auch Mac Dougal, S. 192 ff., S. 290 für Keimlinge von *Aesculus*), daß Keimlinge von *Phaseolus* solange im Lichte gezogen, bis die Plumula aus den Kotyledonen heraustrat, hierauf im Dunkelschrank zunächst viel größere Blätter als bei Keimung im Dunkeln ausbilden [1]). Die Zeitschwelle für diesen Entwicklungsanstoß beträgt nach Busch (1889 a, S. 32 ff.) bei *Phaseolus* etwa 8 Stunden. Aus allen diesen Beobachtungen muß man schließen, daß das Licht der Hauptfaktor ist, welcher als Reizanlaß das normale Wachstum der Blattspreite auslöst [2]). Die oben erwähnte Angabe von Godlewski über die wachstumsfördernde Wirkung des Lichtes auf isolierte Keimblätter zeigt gleichzeitig, daß offenbar der Lichtreiz, wenigstens bei manchen Pflanzen, direkt auf die Blattanlage wirkt, und daß durch den Lichtreiz nicht allein die korrelativen Beziehungen zwischen Sproßachse und Blatt in die normalen Bahnen gelenkt werden. Daß der Reiz nur bei Belichtung der einzelnen Blattanlagen das normale Wachstum auslöst, nicht aber bei Belichtung der Sproßachsen, scheint mir ferner daraus hervorzugehen, daß zwar einzelne verdunkelte Blätter oder Sproßteile vieler Pflanzen bei Belichtung des übrigen Sprosses etiolieren und nicht oder nur in besonderen Fällen normale Größe erreichen, daß aber einzelne, allein belichtete Blätter der verdunkelten Sprosse auch bei intermittierender Belichtung die Lichtform annehmen (Vogt 1898, S. 26) [3]).

---

1) So ist wohl auch die Angabe von Amelung (1894, S. 206) zu deuten, daß die 3—4 ersten, im Dunkeln gebildeten Blätter von zuvor belichteten *Cucurbita*-Pflanzen fast normale Größe erreichten.

2) Das gleiche lehrt die normale Ausgestaltung vieler Blätter im CO_2-armen Raume am Lichte.

3) Die Beobachtung Riehm's (1904, S. 300 ff.), daß isolierte Blätter im Dunkeln lebhafter wachsen als im Licht, erlaubt irgend welche Schlüsse auf die Abhängigkeit der Wachstumshemmung derjenigen Blattanlagen, die an etiolierten Sprossen befestigt sind, von den Sproßachsen nicht.

Alle diese Tatsachen sprechen, glaube ich, z. B. durchaus gegen die Annahme Bertholds (1904, S. 187), die Wirkung des Lichtes auf die äußere Gestalt des Sprosses beruhe allein darauf, daß durch Belichtung etiolierter Sprosse das gestörte Gleichgewicht zwischen Achse und Blättern wiederhergestellt werde. Sie werden nur verständlich mit der Annahme, daß das Licht ein notwendiger auslösender Reiz für die Entwicklung und Ausbildung der Blattanlage ist, ebenso wie das Licht ein Entwicklungsreiz für die Keimung vieler Sporen und Samen, mancher Knospen und für die Fruchtkörperausbildung mancher Pilze ist (so schon Pfeffer 1904, S. 113). Daß durch diese Entwicklungsauslösung auch das „Gleichgewicht" zwischen Sproßachse und Blättern durch die geänderte Richtung des Nahrungsstroms verändert wird, ist selbstverständlich.

Wenn anderseits Jost (1895; vgl. auch Mac Dougal 1896, 1903, S. 222; Vogt 1898, S. 20 ff.; Dubbels 1904, S. 12 ff.) die sehr interessante Entdeckung machte, daß bei manchen Pflanzen einzelne verdunkelte Blattanlagen, die für gewöhnlich klein bleiben, dann und nur dann zu normaler Größe auswachsen können, wenn man alle Vegetationspunkte am belichteten Sproß entfernt, oder wenn nach Palladin (1890, S. 371) bei *Vicia Faba* das gleiche dadurch erreicht wird, daß man die Internodien der ganz verdunkelten Pflanze durch Umwickelung mit Gummiband am Wachstum verhindert, so wird man daraus zwar, wie es wohl geschah, nicht schließen dürfen, daß nun die Nährstoffe für das Blattwachstum disponibel geworden seien, weil „die beste Nahrung nichts nützt, wenn in einem Organe kein Wachstumsbestreben vorhanden ist" (Pfeffer 1904, S. 113), wohl aber, daß hier durch andere Umstände, wie durch den Lichtreiz, das Wachstumsbestreben der Blattanlagen geweckt wird. Ob, wie Pfeffer will (1904, S. 114), schlechthin die Wachstumstätigkeit der beleuchteten Sprosse es ist, welche in den verdunkelten Blattanlagen das Wachstum hemmt, oder ob nicht vielmehr die Auslösung der Entwicklung, die sonst durch das auf die Anlage fallende Licht bedingt wird, bei jenen Pflanzen (nicht aber z. B. bei den Keimlingen von *Raphanus* u. a.) nun durch einen anderen Anlaß, etwa einen chemischen (Nahrungsstoffe!) ersetzt wird[1]), bleibt weiter zu entscheiden. Doch scheint mir viel mehr für diese meine letztere Annahme als für die erstere

1) Durch einen Anlaß, der in höchst „zweckmäßiger" Weise in der belichteten Blattanlage, die selbst assimiliert, sich mit dem Lichtreiz kombinieren könnte!

zu sprechen: Erstens nämlich wachsen die verdunkelten Blattanlagen schon deshalb nicht, weil der auslösende Lichtreiz fehlt; zweitens wachsen isolierte Blattanlagen voll von Reservestoffen *(Raphanus)* trotz der Aufhebung der Korrelationen mit dem Sprosse nicht (Godlewski 1879, S. 102); drittens verhindert am normal belichteten Sprosse der wachsende Sproß das normale Wachstum der Blattanlage nicht; viertens kennen wir ähnliche Fälle von Entwicklungsauslösung (Sporen, Samen), die durch verschiedene Anlässe in gleicher Weise zustandekommen, und fünftens werden die verdunkelten Blattanlagen umso weniger in ihrer Entwicklung gehemmt, je größer die Länge des belichteten Sprosses und die Zahl der assimilierenden Blätter ist, obwohl der unversehrte Sproß lebhaft wächst. Die Größe, zu welcher verdunkelte Blätter an belichteten Sprossen heranwachsen, steht nämlich oft (doch nicht immer) in einem gewissen und zwar direkten Verhältnisse zu der Zahl der belichteten Blätter[1]) (Sachs 1865, S. 121, 1887, S. 540 ff.; Godlewski 1879, S. 106; Téodoresco 1899, S. 369 ff.; Dubbels 1904, S. 23 ff.). Ob man aus dieser Tatsache weiter mit vielen Autoren den Schluß ziehen darf, daß die im Sprosse aufgestapelten Nahrungsstoffe und die durch eigene Assimilationstätigkeit selbst erzeugten Assimilate nicht immer ganz bedeutungslos für die Blattgröße sind, nachdem einmal durch einen oder mehrere irgendwie geartete Reizanlässe die Entwicklungsauslösung stattgefunden hat, steht zunächst dahin. Auch läßt sich noch nicht übersehen, ob die Überverlängerung der Internodien im Etiolement ein begünstigender Anlaß für das Kleinerbleiben der Blätter ist[2]). — Wenn nicht alle Pflanzen (vgl. z. B. Mac Dougal 1896) sich gleich verhalten, im Dunkeln einige (wie z. B. *Calla*, S. 536) normale, andere auch nach Entknospung (*Oxalis*, S. 534) etiolierte Blätter bilden, so scheinen sich mir diese Abweichungen damit zu erklären, daß von den beiden auslösenden Faktoren im ersteren Falle der un-

1) Diese Tatsache spricht bei manchen Pflanzen nicht gegen die Annahme eines besonderen auslösenden Reizes im Dunkeln; denn wir kennen viele Reizreaktionen, die in ihrer Intensität von der Intensität des Anlasses abhängig sind.

2) Nach Godlewski (1879, S. 106) tritt bei Verdunkelung des hypokotylen Gliedes der *Raphanus*-Keimlinge Streckung des Hypokotyls ein, während die Kotyledonen etwas kleiner bleiben als gewöhnlich. Nach demselben Autor werden bei alleiniger Verdunkelung der Kotyledonen von *Raphanus* die Kotyledonen etwas größer als bei Verdunkelung der ganzen Keimlinge. Mer (1875, S. 196 ff.) beobachtete bei etiolierten *Phaseolus*-Keimpflanzen, daß das erste Laubblattpaar größer wurde als die Norm, wenn das Epikotyl kürzer als gewöhnlich blieb.

bekannte (chemische?) an und für sich vorhanden ist, im letzteren Falle aber nicht zur Geltung kommt.

Für die Monokotylenblätter liegen keine Erfahrungen vor.

So glaube ich also, daß die Analyse der Hauptfaktoren der normalen Lichtgestalt des Blattes nach den vorliegenden Angaben generell der Hauptsache nach zu dem Ergebnisse führen wird, daß vor allem das Licht als direkt auf das Blatt wirkender Reizanlaß der ausschlaggebende Faktor ist.

b) Internodien. Über die Ätiologie der Blattstiel- und der Internodiengestaltung in Dunkelheit und Licht wissen wir zurzeit nicht mehr, als daß das Wachstum der Internodien durch direkte Belichtung der Pflanze gehemmt wirkt (Sachs 1872, S. 166 ff.), woraus zu schließen ist, daß die Überverlängerung im Etiolement, wo sie vorkommt, wenigstens zum Teil auf dem Fehlen des hemmenden Lichtreizes der direkten Belichtung beruht. Wichtig wäre es vor allem, zu wissen, ob daneben irgend welche Korrelationen zwischen Blatt und Internodium bestehen, und, falls es sie gäbe, welcher Art sie sind. Zunächst wäre zu fragen, ob solche Korrelationen zwischen dem Ausbleiben der Wachstumsauslösung der Blätter im Dunkeln und der Überverlängerung der Internodien bestehen (Carl Kraus 1878, S. 146 ff.). Die meisten Beobachtungen sprechen dagegen: Nach Godlewski (1879, S. 102) wird das Wachstum der Achsenteile der *Raphanus*-Keimlinge im Dunkeln auch dann beschleunigt, wenn man die nährstoffhaltigen Kotyledonen abtrennt. Nach Sachs (1865, S. 12 ff.) und nach Téodoresco (1899, S. 399) sind bei Verdunkelung der Sproßgipfel sonst belichteter Pflanzen verschiedener Art die im Dunkeln gebildeten Internodien viel länger als bei den ganz verdunkelten Exemplaren, obwohl die verdunkelten Blätter der ersteren weit größer werden. Weiter werden nach Téodoresco (1899, S. 445 ff.) die Internodien in CO_2-armem Raume zunächst länger als in CO_2-haltiger Luft, während die Blätter kürzer bleiben. Alle diese Angaben sprechen aber dafür, daß bei partieller Verdunkelung oder bei partiellem CO_2-Entzug Beziehungen zwischen der Länge der verdunkelten und der belichteten Internodien bestehen. Bei den Monokotylen (Gräsern, Commelinaceen u. a.) tritt nach eigenen Beobachtungen eine Überverlängerung der Internodien ein, obwohl auch die Blätter sich überverlängern. Leider fehlen in der Literatur sonst alle Angaben darüber, ob unter jenen Umständen, wo etiolierte Blätter im Dunkeln zu normaler oder annähernd normaler Größe gebracht

werden konnten, gleichwohl die Internodien stark überverlängert waren und wie sehr im Verhältnis zu den ganz etiolierten Sprossen mit kleinen Blättern. Solche Untersuchungen wären sehr dankenswert. Auch müßte man durch mechanische Verhinderung der normalen Blattausbildung feststellen, wie sich alsdann die Internodien belichteter Pflanzen verhalten. Aus Bertholds Beobachtungen (1904, S. 203), daß die Entfernung der jungen Blätter bei verschiedenen Pflanzen an nicht etiolierten Sprossen veranlaßt, daß die Internodien bis zum völligen Ausbleiben der Streckung kurz bleiben, ist für unser Problem nur wenig zu entnehmen, weil sie zu wenig eindeutig sind.

Meine Untersuchungen an Monokotylenkeimlingen scheinen mir nun zum Teil dadurch gerade für die Lehre vom Etiolément von Interesse, daß sie zeigen, wie in der Tat besondere Korrelationen, aber anderer Art, als sie eben besprochen wurden, zwischen Blatt und zugehörigem Internodium für die definitive Gestaltung des Internodiums im Lichte von sehr großer Bedeutung sind. Diese Korrelationen, die sich äußern in einer ziemlich bedeutenden Wachstumshemmung des Hypokotyls trotz alleiniger Belichtung des Keimblattes, bestehen weder in der Durchbrechung des Kotyledo, noch in seiner Wachstumshemmung, noch im Ergrünen, im Wachstume, oder in der Assimilationstätigkeit des ersten Laubblattes, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach, wie ich zeigte, hauptsächlich in der Transmission eines diffusen Lichtreizes von dem Keimblatt zu dem zugehörigen Internodium, dem hypokotylen Glied, also in einer Reizleitung von einem Organe auf ein anderes. Diese Transmission findet aber, wie es scheint, nur basalwärts statt. Daraus sieht man, daß die Wirkung der Belichtung oder der Verdunkelung nicht allein streng lokal bedeutungsvoll ist, wie Frank (1892, S. 359) meinte. Zugleich geht aus meinen Versuchen mit *Panicum*- und *Sorghum*-Keimlingen hervor, daß für die Lichtform des Internodiums als wesentliche Faktoren der Gestaltung nur eine direkte Lichtreizung des Hypokotyls und eine direkte Lichtreizung der Koleoptile (mit Transmission des Lichtreizes auf das Hypokotyl) von Bedeutung sind, da alle anderen in Betracht zu ziehenden Bedingungen keinen wesentlichen Einfluß haben. Schließlich habe ich mich durch zahlreiche Messungen davon überzeugen können, daß direkte Belichtung des Hypokotyls nicht die für das Etiolement charakteristische Überverlängerung des Kotyledos verhindert, weder durch seine

eigene Wachstumshemmung, noch durch akropetale Leitung eines Lichtreizes. So sieht man schließlich also, daß das Etiolement dieser Keimlinge fast ausschließlich durch den Ausschluß der normalen direkten oder indirekten Lichtreizung als formativen Faktoren der Lichtform bedingt wird.

Natürlich drängt sich nun unmittelbar die Frage auf, ob nicht ganz allgemein bei Monokotylen und ferner auch bei Dikotylen solche Beziehungen zwischen Blatt, Blattstiel und Internodium bestehen, ob nicht allgemein die normale Lichtgestalt zum Teil auch dadurch bedingt wird, daß ein wachstumshemmender Lichtreiz von der Blattlamina basalwärts in das zugehörige Internodium geleitet wird. In der Tat spricht schon manches für diese Hypothese.

Was zunächst die Monokotylen betrifft, so scheinen die Beobachtungen über die Lage des Bestockungsknotens beim Getreide, die in einer umfangreichen Literatur niedergelegt sind, mit einer solchen Annahme am besten im Einklange zu stehen. Sät man Getreidekörner tief in die Erde, so werden die Internodien der untersten Laubblätter des Keimlings sehr lang, während sie bei flacher Saat sehr kurz bleiben. Stellt man Kulturgefäße mit tief gesätem Getreide ins Dunkle, so wachsen die Internodien (das unterste oder das zweite) ein Stück weit über die Erdoberfläche hervor, während sie mit dem Knoten mehr oder weniger tief im Boden verborgen bleiben, wenn die Laubblätter nach Durchbrechung der Erde von Licht getroffen werden. Ich habe eine ganze Anzahl solcher Versuche mit *Avena*, *Hordeum*, *Secale* und *Triticum* gemacht. Wenn ich die Messungen nicht veröffentliche, so geschieht es nur deshalb, weil schon viele ähnliche Zahlen in der Literatur vorliegen.

Da die Internodien auch bei Flachsaat im Dunkelschrank sich ganz entsprechend verlängern, so scheint in der Tat allein der Ausschluß des Lichtes für die Überverlängerung, bezw. die Belichtung für die Wachstumshemmung, maßgebend zu sein. Schon Karl Kraus (1889, S. 288), nach ihm Kossowitsch (1894, S. 114), später Schellenberg (1904) nahmen an, daß es sich bei der Lage des Bestockungsknotens um einen Lichtreiz handele, der von den belichteten Teilen zu den unbelichteten geleitet werde, ohne indes einen exakten Beweis dafür zu erbringen. Die Beeinflussung könnte ja auch sonstwie korrelativ bewirkt werden! Ja nach Schellenberg soll sogar durch alleinige Belichtung der Internodien

der Getreidekeimlinge das Wachstum der Internodien nicht beeinflußt werden. Diese letzteren Versuche sind aber deshalb nicht beweiskräftig, weil die Belichtung der Blätter allein durch ihre Entfernung ausgeschlossen wurde, und weil nichts näheres über Kontrollversuche im Dunkeln berichtet wird. Daß aber auch bei den Getreidekeimlingen ein Lichtreiz geleitet wird, dafür sprechen weitere Versuche von mir mit den Keimblättern von *Avena*, aus denen hervorgeht, daß die Belichtung der Keimblattspitze schon genügt, um wenigstens das Wachstum der basalen Teile des Kotyledo zu hemmen, daß eine solche Hemmung aber auch durch direkte, ausschließliche Belichtung der Keimblattbasis bewirkt wird. Auch bei *Avena* bestehen nach meinen Messungen keine Beziehungen zwischen der Stärke der Wachstumshemmung und der phototropischen Empfindlichkeit!

Ich habe dann weiter durch besondere Versuche danach gestrebt, das Problem der Lage des Bestockungsknotens zu lösen, aber selbst bei der günstigsten Pflanze, *Avena*, wegen allzugroßer Ungleichheiten der Keimlinge, ohne allzugroßen direkten Erfolg. Da die Internodien (auch das erste oberhalb des Keimblattes) dauernd von den älteren Blättern umscheidet sind, so läßt sich nur mit solchen Pflanzen exakt experimentieren, bei denen man im Dunkelschrank wiederholt die Keimblätter bis zur Erdoberfläche abgeschnitten hat. Infolgedessen wachsen die etiolierten I. Internodien aus den Keimblattstümpfen heraus. Mit solchen Pflanzen habe ich, indem ich die Keimlinge einer Kulturschale wieder in die vier Gruppen teilte, mit Hilfe der bei meinen sonstigen Versuchen üblichen Verdunkelungseinrichtungen nachweisen können, 1. daß die so behandelten Internodien bei Belichtung der ganzen Pflanze im Wachstum stehen bleiben, und 2. daß auch die alleinige Belichtung dieser Internodien mit Verdunkelung der zugehörigen Blattstümpfe ihr Wachstum stark hemmt (womit Schellenbergs Angabe widerlegt ist). Ob aber die alleinige Belichtung des Blattes genügt, um das Wachstum des Internodiums zu hemmen, darüber habe ich keine Gewißheit gewinnen können[1]), da die Ergebnisse zu unregelmäßig ausfielen. So ist also die Frage nicht entschieden, ob ein basipetal geleiteter Lichtreiz es ist, der das Wachstum der unterirdischen Internodien bei den Getreidekeimlingen hemmt, oder ob besondere Korrelationen anderer Art, durch Belichtung geschaffen,

1) Es scheint mir nämlich nicht allein der Lichtreiz das Wachstum zu hemmen.

im Spiele sind. Nach Analogie mit den Paniceenkeimlingen und nach der Tatsache, daß im Keimblatt von *Avena* ein solcher Lichtreiz höchst wahrscheinlich geleitet wird, möchte man das erstere fast annehmen.

Für die Dikotylen fehlen mir vorläufig Beobachtungen. In der Literatur liegt nur eine Angabe vor, die in meinem Sinne gedeutet werden könnte. Godlewski (1879, S. 106) berichtet nämlich, alleinige Belichtung der Kotyledonen von *Raphanus* bewirke es, daß das hypokotyle Glied kürzer bleibe, als bei Verdunkelung der Keimblätter. Freilich wurden nur zwei Messungen gemacht, weshalb der Verfasser das Resultat für nicht ganz gesichert hält. Weiter erwähnt Massart (1902, S. 24), wenn die Samen von *Nymphaea alba* unter der Erdoberfläche keimten, so wüchse das erste Internodium des Epikotyls solange, bis es seine Terminalknospe ans Licht gebracht habe. Doch ist aus beiden Angaben vorläufig nichts Bestimmtes zu entnehmen.

Ich beabsichtige, in dieser Richtung weiter zu arbeiten. Es wäre jedenfalls sehr interessant, wenn es gelänge, allgemeiner nachzuweisen, daß durch Belichtung der Blätter ein wachstumshemmender Lichtreiz in die zugehörigen Internodien geleitet werde, und zwar wie bei den Paniceen- und Commelinaceen-Keimlingen nur basalwärts, und daß, wie bei meinen Versuchskeimlingen, das Etiolement der Blätter und Achsen der Hauptsache nach allein durch einen direkten oder indirekten Lichtreiz ohne sonstige korrelative Beziehungen zustande käme. Damit würden alsdann neue allgemeine Beziehungen zwischen Blättern und Internodien festgestellt sein.

Abschnitt V. Zusammenfassung der hauptsächlichsten Ergebnisse.

In einem einleitenden Abschnitte wurde das Problem aufgeworfen, ob eine lokalisierte, tropistische, nastische usw. Empfindlichkeit als ein Anzeichen einer Lokalisation des Perzeptionsvermögens für den Reizanlaß betrachtet werden dürfe, ob es also berechtigt sei, im Falle einer solchen lokalisierten phototropischen Sensibilität, wie es meist geschieht, schlechthin von einer Lokalisation der „Lichtempfindlichkeit" zu sprechen. Eine Lösung dieser Frage wurde in meiner Arbeit in der Weise angestrebt, daß zunächst bei den Keimlingen von *Panicum miliaceum*, bei denen bekanntlich allein die Spitze des Kotyledo phototropisch empfindlich ist, unter-

sucht wurde, wie das Längenwachstum der nicht phototropisch empfindlichen Teile durch direkte Belichtung und durch Belichtung der Keimblattspitze beeinflußt wird.

Vorversuche lehrten, daß diese Keimlinge durch Belichtung sehr stark im Wachstum, das fast ganz auf die obersten Teile des Hypokotyls beschränkt ist, gehemmt werden, und zwar, daß die Größe der Hemmung in sehr enger Weise von der Lichtintensität abhängig ist, mag man nun die Keimlinge ganz oder nur partiell belichten.

Belichtet man nur die Koleoptile oder nur das Hypokotyl, so wird bei mittlerer Lichtintensität das Wachstum des Hypokotyls annähernd gleich stark, aber etwa nur halb so stark wie bei Belichtung des ganzen Keimlings gehemmt. Bei höheren Lichtintensitäten dagegen hemmt Belichtung der Koleoptile das Wachstum stärker als Belichtung des Hypokotyls.

Daraus muß man schließen, daß von der Koleoptile irgend ein Einfluß des Lichtes basalwärts auf das Hypokotyl übertragen wird. Dieser Einfluß wird nur basalwärts, nicht dagegen spitzenwärts übermittelt. Denn wenn man allein das Hypokotyl, aber mit Ausnahme der obersten 2—4 mm, belichtet, so wird weder das Wachstum in diesen nicht belichteten Teilen noch in der Koleoptile irgendwie gehemmt. Der hemmende Einfluß einer Belichtung der Koleoptile geht nicht von der phototropisch besonders empfindlichen Koleoptilspitze aus; denn die alleinige Belichtung der Spitze hemmt das Hypokotylwachstum weit weniger als die Belichtung eines größeren Teiles der Hypokotyle.

Was nun die Natur dieses hemmenden Einflusses betrifft, so macht es keine Schwierigkeit, zu zeigen, daß das Licht, welches direkt auf das Hypokotyl fällt, als Reizanlaß wirkt, daß also das Hypokotyl lichtempfindlich ist. Die Belichtung der Koleoptile wirkt, wie ich durch besondere Versuche zeigte, nicht deshalb hemmend auf das Wachstum des Hypokotyls, weil durch das Licht das Wachstum, die Ergrünung und die Assimilationstätigkeit des Laubblattes und damit die Durchbrechung und die Hemmung des Wachstums der Koleoptile veranlaßt wird, sondern aller Wahrscheinlichkeit nach deshalb, weil auch in der Koleoptile die direkte Belichtung einen Reizanlaß schafft, der durch Reizleitung in basaler Richtung das Hypokotylwachstum hemmt.

Daraus muß man folgern: Die Reaktion der Wachstumshemmung im Hypokotyle lehrt, daß Kotyledo und Hypokotyl lichtempfindlich

sind. Die Lichtempfindlichkeit des Hypokotyls ist sehr groß; vielleicht sogar größer, jedenfalls aber nicht kleiner als die des Kotyledo. Der Kotyledo besitzt keine bevorzugte Empfindlichkeit.

Da ich durch besondere Versuche Rotherts Angabe durchaus bestätigen kann, daß das Hypokotyl im allgemeinen nicht phototropisch empfindlich ist, indem sich nur 17—25 % der Keimlinge, deren Koleoptilen verdunkelt worden waren, bei einseitiger Belichtung des Hypokotyls phototropisch krümmten, so zeigt, wie die letzten Sätze lehren, die Verteilung der phototropischen Empfindlichkeit in keiner Weise an, welche Organteile des Keimlinges das Licht perzipieren.

Bei anderen Graskeimlingen des Paniceentypus, bei denen nicht allein der Kotyledo, sondern, wenn auch in geringerem Maße, das Hypokotyl phototropisch empfindlich ist, so bei *Sorghum Dora*, *Sorghum vulgare* und *Zea Mays*, ergaben meine Versuche ganz das gleiche Resultat. Hier ließ sich zeigen, daß auch in der Basis des Keimblattes durch Belichtung der Koleoptilspitze das Wachstum gehemmt wird.

Ferner gilt dasselbe für die Keimlinge einer Commelinacee, *Tinantia fugax*.

Auch bei den Keimlingen des Hafers *(Avena)* gelang es mir zu zeigen, daß zwar schon die Belichtung der Keimblattspitze genügt, um das Wachstum in der Basis des Kotyledo zu hemmen, und wahrscheinlich zu machen, daß die Kotyledonarbasis und -spitze sich nach dem Maße der Wachstumshemmung nicht durch ihre Empfindlichkeit wie bekanntlich durch ihre phototropische Sensibilität unterscheiden.

Für die Lage des Bestockungsknotens beim Getreide, für die man nach diesen Befunden geneigt ist zu folgern, daß das Wachstum der verdunkelten Internodien durch einen Lichtreiz gehemmt wird, der von den belichteten Blatteilen basalwärts transmittiert wird, ergaben einige Versuche nur insofern einen Aufschluß, als sie zeigen, daß das Wachstum der Internodien bei *Avena* sowohl durch direkte Belichtung der ganzen Keimpflanze, wie auch durch direkte Belichtung der Internodien gehemmt wird. Ob aber die Belichtung der Laubblätter eine Lichtreizung auslöst, die sich basal ausbreitet, oder ob andere korrelative Beziehungen bestehen, gelang mir nicht zu entscheiden, da die Pflanzen für exakte Versuche zu ungünstig sind.

Bei der Frage nach der Größe der Lichtempfindlichkeit muß man, gleiche Reaktionsempfindlichkeit vorausgesetzt, stets die Größe der gereizten Strecke berücksichtigen. Caeteris paribus ist die Empfindlichkeit umgekehrt proportional der Größe der perzipierenden Fläche. Zieht man dies in Betracht, so ergibt sich, daß das Hypokotyl bei den erwähnten Versuchskeimlingen mindestens so lichtempfindlich, aber wahrscheinlich noch lichtempfindlicher als die Koleoptile ist.

Daß die phototropische Empfindlichkeit von einem anderen Lichtperzeptionsvorgange ausgehe, wie die Empfindlichkeit, die sich in der Wachstumshemmung äußert, dafür spricht nichts. Ich sprach die Vermutung aus, daß die Lokalisation der phototropischen Empfindlichkeit vielleicht darauf zurückzuführen sei, daß der polare, für die Induktion des Phototropismus charakteristische Gegensatz nur in der phototropisch empfindlichen Zone geschaffen werden könne.

Auch für das Problem des Etiolements ergeben sich aus meinen Beobachtungen einige wichtige Folgerungen. Alles spricht dafür, daß die normale Lichtgestalt der Keimlinge der Gräser vom Paniceentypus und von der Commelinacee *Tinantia* der Hauptsache nach durch direkte Wirkung eines Lichtreizes, und durch die indirekte Wirkung eines solchen infolge einer Reiztransmission vom Keimblatt zum Hypokotyl, ohne sonstige korrelative Beziehungen, bedingt wird. Versucht man nach den verstreuten Literaturangaben eine generelle Analyse der Hauptfaktoren, von denen die abnorme Gestaltung im Etiolement bedingt wird, so kommt man zu dem Ergebnis, daß bei den bisherigen Versuchen fast stets nur die Blätter, niemals dagegen die Achsenteile berücksichtigt wurden. Immerhin findet man bei vorsichtiger Abwägung aller vorliegenden Tatsachen, daß wenigstens bei den Dikotylen für die normale Lichtgestalt des Blattes eigentlich nur die direkte Wirkung eines Lichtreizes auf die Blattanlage als wesentlicher Faktor, also ohne die Korrelationen zu den Achsenteilen, allgemein in Betracht kommt. Auch für die Internodien wissen wir, daß sie durch direkte Lichtreizung im Wachstum gehemmt werden. Ob aber, wie ich vermute, allgemeiner, so wie bei meinen Versuchspflanzen, auch ein indirekter, nur basalwärts vom belichteten Blatt zum Internodium geleiteter Lichtreiz für die schließliche Länge des Internodiums wesentlich ist, läßt sich zur Zeit noch nicht entscheiden. Bei den Monokotylen spricht dafür die Lage des Bestockungsknotens

beim Getreide in ihrer Abhängigkeit vom Lichte; bei den Dikotylen liegt keine entsprechende Untersuchung vor.

Botanisches Institut Tübingen, im Mai 1907.

Zitierte Literatur.

Amelung, Erich (1894), Über Etiolement. Flora, 78, 1894, S. 204 ff.

D'Arsonval, A. (1891), La fibre musculaire est directement excitable par la lumière. Compt. rend. d. séances et mémoir. d. l. soc. d. Biologie, 43, 1891, S. 319 ff.

Batalin, A. (1871), Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung der Blätter. Botanische Zeitung, 29, 1871, S. 669 ff.

Beer, Th. (1901), Über primitive Sehorgane. Wiener klinische Wochenschrift, 14, 1901, S. 255 ff.

Berthold, G. (1904), Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. Teil II, 1. Hälfte, Leipzig 1904.

Busch, H. (1889), Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen oder einzelner Pflanzenorgane gehört. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 7, 1889. Gen.vers. Heft, S. 25 ff.

— (1889 a), Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen oder einzelner Pflanzenorgane gehört. Inaug.-Diss., Erlangen 1889.

Busck, Gunni (1904), Lichtbiologie. Eine Darstellung der Wirkung des Lichtes auf lebende Organismen, I. Mitteilungen aus Finsen's medicinske Lysinstitut in Kopenhagen, 8, 1904, S. 1 ff.

Corenwinder, B. (1876), Recherches chimiques sur la végétation. Compt. rendus de l'académie d. scienc. d. Paris, 82, 1876, S. 1159 ff.

Dubbels, H. (1904), Über den Einfluß der Dunkelheit auf die Ausbildung der Blätter und Ranken einiger Papilionaceen. Inaug.-Diss., Kiel 1904.

Eigenmann, C. H. (1899), The blind-fishes. Biolog. Lectures; Marine Biological Laboratory at Woods Hall, 1899, S. 113 ff.

Finsen, N. R. (1899), Über die Bedeutung der chemischen Strahlen des Lichtes für Medicin und Biologie. Leipzig 1899.

Fitting, H. (1905), Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Teil I. Asher und Spiro's Ergebnisse der Physiologie, Jahrg. IV, Abteil. II, S. 684 ff.

— (1907), Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. Wiesbaden 1907.

— (1907 a), Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 44, 1907, S. 177 ff.

Frank, A. B. (1875), Über die Lage und die Richtung schwimmender und submerser Pflanzenteile. Cohn's Beiträge z. Biologie d. Pflanzen. Bd. I, 1875, S. 31 ff.

— (1892), Lehrbuch der Botanik, Bd. I, Leipzig 1892.

Godlewski, E. (1879), Zur Kenntniss der Ursachen der Formänderungen etiolirter Pflanzen. Botanische Zeitung, 37, 1879, S. 81 ff.

Goff, E. S. (1901), Influence of light on the length of the hypocotyl in Indian corn. Science N.-S. 13, 1901, S. 395.

Graber, V. (1884), Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Tiere. Prag und Leipzig, 1884.

Hertel, E. (1904), Über Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 4, 1904, S. 1 ff.

— (1906), Einiges über die Bedeutung des Pigmentes für die physiologische Wirkung der Lichtstrahlen. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 6, 1906, S. 44 ff.

Hesse, R. (1897), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. II. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 62, 1897, S. 527 ff.

Jost, L. (1895), Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., 27, 1895, S. 403 ff.

Korányi, A. von (1893), Über die Reizbarkeit der Froschhaut gegen Licht und Wärme. Centralbl. f. Physiologie, 6, 1893, S. 6 ff.

Kossowitsch, P. (1894), Abhängigkeit der Bestockungstiefe der Getreidearten von einigen Wachsthumsfaktoren. Wollny's Forschungen auf dem Gebiete d. Agrikultur-Physik, 17, 1894, S. 164 ff.

Kraus, Carl (1878), Über einige Beziehungen des Lichts zur Form- und Stoffbildung der Pflanzen. Flora 1878, 61, S. 145 ff.

— (1889), Zur Kenntniss des Verhaltens der Pflanzen bei verschiedener Höhe der Erdbedeckung. Wollny's Forschungen auf dem Gebiete d. Agrikultur-Physik, 12, 1889, S. 259 ff.

Loeb, Jacques (1894), Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Archiv f. d. gesamte Physiologie, 56, 1894, S. 247 ff.

— (1906), Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.

Mac Dougal, D. T. (1896), Relation of the growth of foliage-leaves and the chlorophyll function. Journ. of the Linnean society, Botany, 31, 1895/97, S. 526 ff.

— (1903), The influence of light and darkness upon growth and development. Mem. of the New York Botan. Garden, vol. II, 1903.

Massart, J. (1902), Sur l'irritabilité des plantes supérieures. I—III. Mém. couronn. et autres mém. publ. par l'acad. roy. de Belgique, 62, 1902.

Mer, Emile (1875), Recherches sur les anomalies de dimensions des entre-noeuds et des feuilles étiolés. Bull. de la soc. bot. de France, 28, 1875, S. 190 ff.

Moleschott, J. und Fubini, S. (1881), Über den Einfluß gemischten und farbigen Lichtes auf die Ausscheidung der Kohlensäure bei Tieren. Untersuchungen zur Naturlehre d. Menschen und d. Thiere v. Moleschott, 12, 1881, S. 266 ff.

Nagel, W. A. (1896), Der Lichtsinn augenloser Tiere. Jena, G. Fischer, 1896.

Palladin, W. (1890), Transpiration als Ursache der Formänderung etiolirter Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 8, 1890, S. 364 ff.

Parker, G. H. (1904), The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. The americ. journal of physiology, 10, 1904, S. 28 ff.

Parker, G. H and Burnett, F. L. (1901), The reactions of planarians, with and without eyes, to light. The americ. journal of physiology, 4, 1901, S. 373 ff.

Pfeffer, W. (1904), Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. II, Leipzig 1904.

Prantl, K. (1873), Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Blätter. Arb. des botan. Instit. Würzburg, Bd. I, 1874, S. 371 ff.

Pringsheim, N. (1879/81), Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot., 12, 1879/81, S. 288 ff.

— (1881), Über die primären Wirkungen des Lichtes auf die Vegetation. Monatsberichte d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, 1881, S. 504 ff.



Riehm, E. (1094), Beobachtungen an etiolierten Blättern. Zeitschr. f. Naturwissensch., 77, 1904, 281 ff.

Rothert, W. (1894), Über Heliotropismus. Cohn's Beiträge z. Biologie der Pflanzen, 7, 1894, S. 1 ff.

Sachs, Jul. (1864), Wirkungen farbigen Lichts auf Pflanzen. Botan. Zeitung 1864, 22, S. 353 ff.

— (1865), Wirkungen des Lichts auf die Blüthenbildung unter Vermittlung der Laubblätter. Botan. Zeitung 1865, 23, S. 117 ff.

— (1872), Ueber den Einfluß der Lufttemperatur und des Tageslichts auf die stündlichen und täglichen Aenderungen des Längenwachsthums (Streckung) der Internodien. Arbeit. des botan. Instituts Würzburg, I, 1874, S. 99 ff.

— (1887), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Leipzig 1887.

Saussure, Th. de (1804), Recherches chimiques sur la végétation. Paris 1804.

Schellenberg, H. C. (1902), Untersuchungen über die Lage der Bestockungsknoten beim Getreide. Forschungen auf dem Gebiete der Landwirtschaft (Festschrift zur Feier d. 70. Geburtstages v. Prof. Dr. Ad. Kramer), Frauenfeld 1902.

Téodoresco, E. C. (1899), Action indirecte de la lumière sur la tige et les feuilles. Rev. générale de botanique, 11, 1899, S. 369 ff.

— (1899 b), Influence de l'acide carbonique sur la forme et la structure des plantes. Revue générale de botanique, 11, 1899, S. 445 ff.

Uskoff, N. (1879), Einfluß von farbigem Lichte auf das Protoplasma des Thierkörpers. Centralbl. f. d. medic. Wissenschaften, 17, 1879, S. 449 ff.

Vines, Sydn. H. (1878), The influence of light upon the growth of leaves. Arbeit. des botan. Instituts in Würzburg, II, 1882, S. 114 ff.

Vöchting, Herm. (1891), Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilations-Thätigkeit. Botan. Zeitung, 49, 1891, S. 113 ff.

Vogt, Curt (1898), Ueber Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Inaug.-Diss., Erlangen 1898.

Wiesner, J. (1893), Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiet, I. Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 102, Abtlg. I, 1893, S. 291 ff.

Über die Summation intermittierender Lichtreize.

Von

Alexander Nathansohn und Ernst Pringsheim.

Einleitung.

Wenn wir einen Sproß bis zum Eintreten der heliotropischen Reaktion einseitig beleuchten und dann die Reizung plötzlich unterbrechen, hört bekanntlich damit die Reaktionsbewegung der Pflanze nicht auf: sie schreitet vielmehr noch weiter fort und erst nach einiger Zeit tritt ein Rückgang ein, der schließlich das Organ in seine normale Stellung zurückführt. Trifft nun aber, bevor dies eingetreten ist, den Pflanzenteil ein neuer Reiz, so beginnt die Bewegung von neuem in der früheren Richtung, und wir vermögen auf diese Weise durch eine Anzahl von Licht-Impulsen von geeigneter Dauer, die in entsprechenden Zwischenräumen aufeinander folgen, unser Objekt in pendelnder Bewegung zu erhalten, in deren Verlauf es weder die normale Reizstellung noch die normale Ruhelage erreicht. Wir haben in dieser Erscheinung einen Spezialfall aus jener großen Gruppe von Vorgängen vor uns, die wir unter dem Begriffe der Reizsummation zusammenfassen können und deren Wesen darin besteht, daß ein Reiz den Organismus trifft, bevor die Wirkungen eines vorausgehenden verklungen sind, so daß die beiden Reize sich in ihrer Wirkung zu kombinieren vermögen; dazu kann wiederum die eines folgenden hinzutreten und so fort. Welcher Art der Kombinationseffekt dieser in zeitlichen Intervallen aufeinander folgenden Reize ist, hängt in außerordentlich hohem Maße von der Dauer jeder einzelnen Reizung und von dem Zwischenraum zwischen je zweien von ihnen ab. Wie sehr wir durch eine Variation dieser Größen den schließlichen Effekt modifizieren können, läßt sich an dem zuerst erwähnten Beispiel klarmachen: werden die Reize und ihre Intervalle immer kürzer, so wird die Pflanze bei der relativen Trägheit der heliotropischen Reaktion

nicht imstande sein, durch pendelnde Bewegungen dem Wechsel von Licht und Dunkelheit zu folgen, und sie nimmt schließlich eine konstante Lage ein, die in jedem einzelnen Falle von der Stärke der Lichtreize und der Dauer der Zwischenräume abhängt. Wir erhalten also jetzt statt der pendelnden Bewegung eine einfache heliotropische Reaktion als Effekt der Reizung durch zeitlich getrennte Beleuchtungsimpulse.

Dieser Fall zeigt uns besonders klar, wie wichtig diese Erscheinungen für die Auffassung der gesamten Reizbewegungen sind. Ist doch in letzter Instanz die Reaktion auf einen gewöhnlichen konstanten Lichtreiz nichts anderes, als ein Summationseffekt der sich aus den kontinuierlich aufeinander folgenden Reizungen in jedem Zeitdifferential zusammensetzt. Ein einzelner Lichtblitz bleibt ohne äußerlich sichtbare Einwirkung auf die Pflanze; daß er aber doch eine Wirkung hat, geht eben daraus hervor, daß man durch Verlängerung der Beleuchtung einen Erfolg erzielen kann. Die Beleuchtung im ersten Zeitdifferential hat eine Veränderung zur Folge, die sich im zweiten vergrößert usw., bis der sichtbare Reaktionserfolg zutage tritt, und damit das möglich wird, ist es nötig, daß jeder Einzelreiz von noch so kurzer Dauer eine Nachwirkung hinterläßt, an die der nachfolgende anknüpfen kann.

So sehen wir, daß wir von der quantitativen Erforschung der Summationsvorgänge wichtige Aufschlüsse über die Reizerscheinungen im allgemeinen zu erwarten haben; namentlich gilt dies für die Phänomene der Nachwirkung, die ihrerseits, wie gezeigt wurde, für das Zustandekommen aller Reaktionen von Wichtigkeit sind, und keine andere Art von Reizung eignet sich in höherem Maße zu einer solchen Untersuchung, als die heliotropische: denn einmal sind wir hier so wie nirgends anders in der Lage, beliebig starke Reize von hinreichend genau bekannter Intensität mit Momenten absoluter Reizlosigkeit abwechseln zu lassen, und ferner können wir das Objekt von zwei entgegengesetzten Seiten her gleichzeitig in unabhängiger Weise reizen. Wir sind also hier imstande, die im allgemeinen exakteste Meßmethode in Anwendung zu bringen, nämlich das Kompensationsverfahren; wir können dem Objekt von der einen Seite her einen intermittierenden Reiz von bestimmten variabeln Eigenschaften applizieren und dann untersuchen, welcher konstante Reiz dem von uns angewandten intermittierenden gerade das Gleichgewicht hält. Wir vermögen nun beim intermittierenden Reiz sowohl die Reizstärke, als auch die Dauer der Reizungen und

der reizlosen Intervalle und ihr gegenseitiges Verhältnis zu variieren, so daß eine Fülle von Kombinationsmöglichkeiten vorliegt.

Ein gewisses Interesse gewinnt diese Untersuchung auch dadurch, daß wir für das menschliche Auge in bezug auf die Summationsgesetze gut unterrichtet sind. Jedermann weiß aus eigener Erfahrung, daß eine große Zahl in kurzen Intervallen aufeinander folgender Lichtreize den Eindruck eines konstanten Lichtbildes hervorruft. Im allgemeinen sind dazu ca. 20 Perioden in der Sekunde nötig, d. h. es müssen in diesem Zeitraume 20mal Licht und Dunkelheit miteinander abwechseln. Im einzelnen ist diese sogenannte kritische Periodenzahl von den besonderen Umständen abhängig; so ist sie z. B. bei schwachen Reizen kleiner als bei intensiven. Sinkt die Periodenzahl unter die Grenze, so tritt das charakteristische Flimmern ein, durch das intermittierende Lichtreize dieser Art ausgezeichnet sind. So lange das aber nicht der Fall ist, können wir den Effekt des intermittierenden Reizes quantitativ mit einem konstanten vergleichen, und da ergibt sich denn eine äußerst einfache Gesetzmäßigkeit: der Effekt des ersteren ist gleich dem Produkt aus der Intensität des Lichtreizes und demjenigen Bruchteile der Periode, während dessen er wirksam ist. Habe ich z. B. einen Reiz von der Intensität i, der innerhalb jeder Periode mit einer gleich langen reizlosen Phase abwechselt, so resultiert daraus ein Effekt, der gleich ist einem konstanten Reiz, von der Intensität $i/2$. Ist innerhalb jeder Periode das Dunkelintervall dreimal so lang, als jeder Lichtreiz, sodann resultiert ein Effekt von der Intensität $i/4$ usf. Das ist eine Gesetzmäßigkeit, die seit den dreißiger Jahren des verflossenen Jahrhunderts unter dem Namen des Talbotschen Gesetzes bekannt ist, und die mit außerordentlich großer Genauigkeit gilt. Man hat mehrfach geglaubt, Abweichungen hiervon konstatieren zu können, aber gerade die sorgfältigsten Untersuchungen, die zuletzt in der physikalisch-technischen Reichsanstalt ausgeführt wurden, ergaben eine so große Genauigkeit des Gesetzes, daß es möglich war, die intermittierenden Reizungen in der Photometrie zur Erzeugung jedes gewünschten Bruchteils einer gegebenen Lichtintensität zu verwerten. Es war nun von einigem Interesse, zu untersuchen, ob dieses Gesetz auch für die Perzeption des Lichtes bei den Pflanzen Gültigkeit hat, und welches hier seine Grenzen sind.

Die Zeitmessungs-Versuche.

Bevor wir jedoch zur Besprechung dieser Kompensationsversuche übergehen, wollen wir noch eine andere Serie mitteilen, die sich an frühere Experimente über die Reizsummation beim Heliotropismus anschließt. Solche sind nämlich bereits einmal von Wiesner[1]) angestellt worden. Dieser Forscher reizte Keimlinge von *Lepidium* und *Vicia* durch intermittierendes Licht und verglich die Zeit, in der unter solchen Umständen die Reaktionen auftraten, mit derjenigen, die bei konstanter Einwirkung der gleichen Lichtquelle dazu nötig war. Er maß also, wie wir heute sagen, die Reaktionszeit bei intermittierender Reizung.

Derartige Messungen sind den Kompensations-Bestimmungen, wie wir sie in der Einleitung skizziert haben, nicht äquivalent, weder in theoretischer, noch in praktischer Hinsicht. Wir haben es uns als Aufgabe gestellt, den Wert intermittierender Reizungen im Vergleich zur konstanten zu bestimmen und derartige Bestimmungen sind natürlich nur in der angedeuteten Weise auszuführen. Vergleichen wir aber die Reaktionszeiten und suchen die Intensität der konstanten Reizung zu ermitteln, die einer bestimmten intermittierenden Reizung in dieser Hinsicht entspricht, so stellen wir die Frage im ganzen viel enger. Die Reaktionszeit bedeutet ja nichts anderes, als einen bestimmten Zeitpunkt der Reaktionsskurve, in welchem diese den Grad erreicht hat, der zu einer äußeren Manifestierung nötig ist. Fallen bei zwei verschiedenen Reizungen diese beiden Punkte zusammen, so dürfen wir a priori nicht darauf schließen, daß diese Reize in jeder Beziehung einander gleichwertig sind. Das könnten wir bloß dann, wenn wir genau wüßten, daß die durch die beiden Reize veranlaßten Erregungszustände in jeder Hinsicht identisch sind. Ohne weiteres können wir das aber für intermittierende und konstante Reizung nicht annehmen; es ist von vornherein durchaus möglich, daß intermittierende Reizungen neben dem eigentlichen heliotropischen Effekt noch Nebenwirkungen besitzen, die auf die gesamte Stimmung des Organismus verändernd einwirken. So könnten z. B. ganz gut Änderungen der Wachstumsgeschwindigkeit eintreten, die ihrerseits natürlich nicht ohne Einfluß auf die Reaktionszeit wären. Wir dürfen also aus der Gleichheit der Re-

1) Wiesner, Untersuchungen über den Heliotropismus. II. S. A. a. d. Denkschriften der K. K. Akademie der Wissensch., Bd. 43 (1880), S. 28 ff.

aktionszeiten zunächst keinen weiteren Schluß auf die relativen Werte der betreffenden Reize ziehen und müßten uns mit der Konstatierung der einfachen Tatsache begnügen.

Ebenso spricht von vornherein ein praktisches Bedenken gegen die Verwendung von Reaktionszeiten für die vorliegende Frage. Es ist dasselbe, auf das auch Fitting[1]) im Verlaufe seiner geotropischen Versuche gestoßen ist. Er konstatierte nämlich, daß zwischen der Reaktionszeit bei horizontaler Lage und derjenigen bei Neigung um 45° kein Unterschied wahrzunehmen ist, und doch ist die Reizung im ersten Falle, wie sich aus andern Versuchen ergab, doppelt so stark, als im letzteren. Man kann eben aus der Gleichheit der Reaktionszeiten nicht auf Gleichheit der Erregung schließen. Die tropistische Reaktion besitzt naturgemäß eine gewisse Trägheit, weil zu ihrer Ausführung Wachstumsvorgänge eingeleitet werden müssen, und so kann sie denn unter Umständen auch durch eine bedeutende Steigerung der Reizung nur wenig in ihrer Geschwindigkeit beeinflußt werden. Ja, es wird naturgemäß für jede Reizreaktion eine gewisse minimale Reaktionszeit geben, die auf keinen Fall verkleinert werden kann, mögen wir den Reiz noch so stark wählen, weil sie eben in den Geschwindigkeitsverhältnissen des Wachstums begründet ist.

Wir werden sehen, daß die Bedenken, die sich aus diesen Betrachtungen herleiten, Wiesners Untersuchungen in hohem Maße treffen. Er verfuhr so, daß er Keimlinge in einer bestimmten Entfernung von seiner Lampe aufstellte und sie intermittierend durch zeitweiliges Bedecken mit einem schwarzen Zylinder reizte. Die Reizung dauerte jedesmal eine Sekunde, das reizlose Intervall wurde auf 1—4 Sekunden bemessen. In der gleichen Entfernung von der Lampe waren Kontrollobjekte aufgestellt, welche das gleiche Licht konstant empfingen. Wiesner konstatierte nun, daß beiderlei Objekte in derselben Zeit reagierten, wenn die reizlosen Intervalle noch das doppelte der Reizzeiten betrugen. Wurden die Intervalle noch länger gewählt, dann erfolgte die Reaktion langsamer als beim konstanten Reiz. Wiesner schließt daraus, daß die intermittierende Reizung bis zu einer bestimmten Grenze des Zeitverhältnisses zwischen Licht und Dunkelheit gleichwertig sei mit der konstanten Einwirkung der gleichen Lichtquelle. Er stellt sich das so vor, daß jeder Lichtimpuls während einer bestimmten Zeit ungeschwächt

1) Fitting, Untersuchungen über die geotropischen Reizvorgänge. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 381 ff.



fortwirkt, und daß es daher gleichgültig ist, ob während dieser Zeit das Licht weiter einwirkt oder Dunkelheit herrscht.

Da wir von vornherein in dem Gedanken an die Untersuchung gingen, die Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes im Pflanzenreich zu prüfen, so hatten wir zunächst diese bereits vorliegenden Versuche nach dieser Richtung hin zu betrachten. Auf den ersten Blick scheinen die Ergebnisse dem genannten Gesetz zu widersprechen, denn hiernach dürften z. B. Reize, denen ein doppelt so langes reizloses Intervall folgt, nur den dritten Teil des Wertes haben, den ein gleich intensiver konstanter Reiz besitzt, nicht aber den gleichen. Es ist aber gegen Wiesners Versuche einzuwenden, daß er nicht gleichzeitig das konstante Licht in größerer Entfernung auf entsprechende Kontrollpflanzen wirken ließ, und zwar in solcher, daß durch sie eine Herabsetzung des Lichtquantums in dem gleichen Verhältnis bewirkt worden wäre, wie es bei den Versuchspflanzen durch intermittierendes Verdunkeln geschah. Erst dann, wenn in diesen Versuchen durch diese Herabsetzung der Lichtintensität eine deutlich erkennbare Vergrößerung der Reaktionszeit bewirkt worden wäre, erst dann hätte aus seinen Versuchen der Schluß gezogen werden können, das durch eine Intermittenz des Reizes in dem bezeichneten Verhältnis seine Wirkung nicht herabgesetzt wird. So lange jene Kontrolle nicht ausgeführt war, blieb die Möglichkeit vorhanden, daß zwischen konstantem und intermittierendem Reiz wohl eine Differenz in der ausgelösten Erregungsstärke besteht, daß diese aber aus den oben näher ausgeführten Gründen keinen Ausdruck in der Reaktionszeit findet.

Unsere Versuche führten in der Tat zu dem Ergebnis, daß diese Beurteilung der Wiesnerschen Experimente zutreffend ist. Bevor wir zu deren Mitteilung übergehen, haben wir einige Bemerkungen über die Methode zu machen. Wir benutzten als Lichtquelle eine Nernstlampe, die bei 110 Volt Spannung mit 0,5 Ampère brannte und dabei eine durchschnittliche Leuchtkraft von ca. 32 Kerzen besaß. Zur Abhaltung seitlichen Lichtes war der Brenner der Lampe mit einem Blechzylinder von 10 cm Länge und 4 cm lichter Weite umgeben. Der Zylinder war innen und außen geschwärzt. Die Befestigung der Lampe geschah in horizontaler Lage an einem Stativ, so daß sie jederzeit auf die Höhe der Versuchsobjekte eingestellt werden konnte. Als Versuchsraum wurde ein in der üblichen Weise schwarz angestrichenes Dunkelzimmer benutzt, in welchem ein gleichfalls schwarzer Tisch von 4 m Länge

zur Verfügung stand. Zur intermittierenden Verdunkelung der Objekte benutzten wir rotierende Scheiben. Zum Teil bestanden diese in einfachen starken schwarzen Pappscheiben, die mit entsprechenden Ausschnitten versehen waren, zum Teil benutzten wir auch Scheiben, von ca. 52 cm Durchmesser, deren innerster Teil einen Vollkreis von 12 cm Durchmesser bildete, während von der Peripherie 180° ausgeschnitten waren. Es wurden nun zwei derartige Scheiben zwischen zwei Backen festgeschraubt und dabei so übereinandergelegt, daß sie einen bestimmten Winkel freiließen. Diese Scheiben wurden nun durch einen Elektromotor in Rotation versetzt. Dessen Rotationsgeschwindigkeit konnte nach Bedürfnis durch ein mit sehr geringer Reibung arbeitendes Zählwerk festgestellt werden. Ihre praktisch erreichbare Grenze betrug ca. 1000 Umdrehungen in der Minute. Durch Einschalten von Widerständen konnte sie auf den vierten Teil herabgesetzt werden, ohne daß ein Stehenbleiben des Motors zu befürchten war.

Zur Abdämpfung der Lichtintensität benutzten wir Rauchglasscheiben, die möglichst dicht vor der Mündung des an der Lampe angebrachten Blechzylinders aufgestellt wurden. Sie waren möglichst rein grau und standen uns in drei Stärken zur Verfügung, von denen die erste im folgenden mit I bezeichnet, 22 %, die zweite (II) 9 %, die dritte (III) 4,2 % des Lampenlichtes durchließ.

Als Versuchsobjekte dienten uns etiolierte Keimlinge verschiedener Art, vor allem solche von *Brassica Napus* und von *Avena sativa.* Die Objekte wurden im Dunkelzimmer unter schwarzen Pappzylindern erzogen. Sie wurden meistens, nachdem sie auf feuchtem Fließpapier ausgekeimt hatten, in kleine bis zum obern Rande mit feingesiebter Erde gefüllte Töpfe gepflanzt. Sie mußten ziemlich feucht gehalten werden, und zwar sowohl während der Kultur, als auch während der Ausführung der Versuche, die im Winter, bei relativ trockener Zimmerluft, meistens nur in zufriedenstellender Weise gelangen, wenn wir die Objekte durch einen Glaskasten mit planparallelen Wänden vor allzustarker Verdunstung schützten. Unter diesen Kästen herrschte gewöhnlich eine Luftfeuchtigkeit von 65 %. Da unter den Pappzylindern, unter denen die Keimlinge kultiviert worden waren, diese ca. 70 % betrug, war der Sprung kein allzu großer und die Objekte litten nicht unter dem Wechsel der Transspirationsbedingungen. Die Zimmertemperatur wurde, so lange Reizung stattfand, möglichst auf 18—22° gehalten. Im Sommer konnte sie an heißen Tagen natürlich beträchtlich höher ansteigen.

Schritten wir zur Ausführung des Versuches, dann wurden die Objekte auf einen Aufbau von Holzklötzen in geeigneter Höhe und in bestimmter Entfernung von den Lampen aufgestellt, und nun alle Keimlinge entfernt, die durch Beschattung anderer störend wirkten. Bei *Brassica* wurde ferner darauf gesehen, daß alle Pflänzchen nur von der Flanke her vom Lichte getroffen wurden, und daß alle irgendwie gekrümmten Objekte entfernt werden mußten, bedarf kaum einer Erwähnung. Es wurden gleichzeitig in verschiedenen Abständen von der Lampe in gerader Linie mehrere Töpfe aufgestellt. Das Einhalten der Richtung und das Messen der Entfernung wurde durch eine Schnur erleichtert, die über den Tisch in der Längsrichtung gespannt war; durch kleine Bleilote konnten genau die Punkte der Schnur ermittelt werden, die sich über den Objekten und über der Lampe befanden und so war es möglich, in befriedigender Weise den Abstand der Pflanzen von der Lichtquelle zu messen.

Es handelte sich nun zunächst darum, festzustellen, bei welcher Lichtintensität die größte Reaktionsgeschwindigkeit gerade erreichbar war und bei welcher Intensität man erwarten durfte, durch eine bestimmte Verringerung eine deutliche Vergrößerung der Reaktionszeit zu erreichen. Denn nach dem oben Bemerkten ist es ganz klar, daß von der richtigen Wahl der Intensität die Brauchbarkeit der Versuchsergebnisse abhängt. Es zeigte sich nun zunächst, daß bei voller Einwirkung der Nernstlampe ein Unterschied in der Reaktionszeit gar nicht wahrzunehmen ist, wenn wir z. B. die Objekte in 2 m und in 4 m Entfernung aufstellen. In beiden Fällen reagieren sie ungefähr mit der maximalen überhaupt möglichen Geschwindigkeit, die bei normaler Empfindlichkeit unserer Objekte ca. 25—30 Minuten beträgt. Wir sehen also, daß eine Vergrößerung des Abstandes auf das Doppelte und somit eine Verringerung der Lichtintensität auf ein Viertel ohne jeden Effekt auf den Zeitpunkt des Reaktionseintrittes ist, weil die Steigerung der Erregung die Reaktion über ein bestimmtes Maß hinaus zu beschleunigen vermag. Wenn wir in einem solchen Falle nun durch eine rotierende Scheibe hinter jede Reizperiode eine dreimal so lange Dunkelperiode einschalten, und keinen Effekt auf die Reaktionszeit sehen, so dürfen wir aus einem solchen Versuch durchaus nicht etwa auf die Wirkungslosigkeit der Unterbrechung schließen. Wir müssen in der Lichtintensität ziemlich weit hinuntergehen, wenn wir einen deutlichen Unterschied der Reaktionszeit bei Abschwächung des Lichtes wahr-

nehmen wollen. Es gelingt bei *Brassica* z. B. dann, wenn wir unsere Rauchglasscheibe III einschalten, also das Licht der Nernstlampe auf den 25. Teil seines Wertes herabsetzen. Wir haben unter solchen Bedingungen Objekte geprüft, die sich in $1^1/_2$ und in 3 m Abstand von der Lichtquelle befanden, also Lichtintensitäten im Verhältnis von 1 : 4 empfingen. Im folgenden sind nun die Werte der Reaktionszeiten angegeben, die in Parallelversuchen erhalten wurden, und zwar bedeutet die erste Zahl den ersten deutlichen Beginn der Reaktion, die zweite die Mitte, also denjenigen Zeitpunkt, in dem etwa die Hälfte der Objekte reagiert hatte, und die dritte das Ende, in dem also alle Objekte eine deutliche Krümmung aufwiesen.

I. Temperatur 20°.

a) 150 cm: 35, 40, 55. b) 300 cm: 45, 55, 60.

II. Temperatur 19°.

a) 150 cm: ?, 35, 45. b) 300 cm: 60, 60—65, 65.

III. Temperatur 20°.

a) 150 cm: 30, 35, 40. b) 300 cm: 35—40, 50.

Es ist also unter diesen Beleuchtungsbedingungen deutlich eine Erhöhung der Reaktionszeit zu erkennen, wenn wir die Lichtintensität auf den vierten Teil ihres Wertes herabsetzen. Diese sind also für unsere Versuche mit intermittierendem Licht geeignet. Setzen wir nun das Lichtquantum nicht durch Entfernung sondern durch Einschaltung einer Scheibe, die nur den vierten Teil des Lichtes durchläßt, herab, so muß, wenn das Talbotsche Gesetz gilt, derselbe Erfolg eintreten. Das ist auch tatsächlich der Fall, wie sich aus den im folgenden mitgeteilten Versuchen ergibt. In diesen waren die Objekte in genau derselben Weise, wie bei den vorigen, in 150 cm Entfernung von der Lichtquelle aufgestellt, nur war zwischen Objekt und Lichtquelle eine rotierende Scheibe eingeschaltet, die mehr oder weniger rasch in Drehung versetzt wurde. Bei rascher Drehung verschwand das Flimmmern vollständig, die langsame Drehung wurde so gewählt, daß für das Auge gerade ein starkes, deutlich wahrnehmbares Flimmern eintrat; ein Unterschied in der Wirkung wurde dadurch nicht hervorgerufen. Die Resultate dieser Versuche sind im folgenden in genau derselben Weise wie oben angegeben.

1. 24°: ?, 55, 60, 72.
2. 24°: ?, 55, 60.
3. 20°: 55, 60, 70.
4. 20°: 50, 55, 60.
5. 20°: 45, 45—50, 60.
6. 22°: 30—35, 35, 50.
7. 20°: 45, 45—50, 65.
8. 20°: 40—45, 45—50, 55.
9. 20°: 40—45, 50, 65.

Man sieht aus den mitgeteilten Zahlen, daß die Zeitwerte sich durchaus auf der Höhe derjenigen halten, die wir bei konstanter Reizung in der doppelten Entfernung erhalten haben. Man kann zunächst schon aus ihnen entnehmen, daß das intermittierende Licht unter diesen Bedingungen eine Schwächung des Effektes dem konstanten Lichte gegenüber zeigt, und daß die dabei erhaltenen Zahlenwerte dem Talbotschen Gesetze wenigstens nicht widersprechen.

Die Ausschläge sind aber äußerst gering und lassen irgend welche Schlußfolgerungen von größerer Tragweite nicht zu; andererseits ist aus ihnen deutlich zu erkennen, daß Wiesner bei der Versuchsanordnung, wie er sie anwandte, zu dem oben mitgeteilten Ergebnisse kommen mußte. Der Widerspruch liegt weniger in den Resultaten, als in den Schlußfolgerungen. Er hat einmal nicht genügenden Wert darauf gelegt, eine Lichtintensität anzuwenden, die einen genügend scharfen Anstieg der Reaktionszeit bei entsprechender Abnahme der Reizintensität gewährleistete. Andererseits sind die Intermittenzperioden, die er für seine entscheidenden Versuche anwandte, für die Prüfung der Frage nicht geeignet. Es zeigt sich nämlich, daß auch bei der von uns gewählten Lichtintensität eine Zunahme der Reaktionszeit nicht mit Sicherheit nachzuweisen ist, wenn man die Reizintensität nicht auf ein Viertel, sondern nur auf die Hälfte herabsetzt. Das geht z. B. aus folgenden Versuchen hervor, die mit *Brassica* in zwei Serien angestellt wurden und zwar das eine Mal in Entfernungen von 100 und 200 cm von der Lampe, das andere Mal in 150 und 300 cm. Die Resultate sind folgende gewesen:

	a)	b)
I.	100 cm: 35, 35—40, 50,	200 cm: 40, 50, 60.
II.	100 cm: 35, 35—40, 50,	200 cm: 40, 45, 60.
III.	150 cm: 35, 40, 55,	300 cm: 45, 55, 60.
IV.	150 cm: ?, 35, 45,	300 cm: 60, 60—65, 65.

Überblickt man diese Zahlen, dann sieht man, daß innerhalb jedes Versuchs Abweichungen zu beobachten sind, die deutlich auf eine Verlangsamung durch Herabsetzung der Reizintensität auf den

vierten Teil hinweist. Vergleichen wir aber andererseits die Zahlen, die für 100 und 150 cm und die für 200 und 300 cm gewonnen wurden, dann sehen wir daraus, daß eine Herabsetzung der Lichtintensität auf die Hälfte keinen deutlichen Effekt ausübt. Gingen wir nun in der Dämpfung des Lichtes noch weiter, so trat ein neuer ungünstiger Umstand auf, nämlich der, daß sich die individuellen Differenzen der einzelnen Objekte in äußerst hohem Maße störend bemerklich machten. Es war dann schwer, überhaupt eine bestimmte Reaktionszeit für eine gewisse Lichtintensität festzustellen, und die Unterschiede, die sich bei Änderung der Entfernung des Objektes von der Lampe geltend machten, waren noch schwerer zu beurteilen.

Wir haben noch ein anderes sehr empfindliches Objekt für Versuche dieser Art verwendet, nämlich *Avena sativa*, aber die Resultate damit waren fast noch weniger befriedigend. Obwohl hier der Eintritt der Reaktion ganz außerordentlich scharf zu erkennen ist, so scharf wie bei kaum einem andern Objekt, war es dennoch schwer, die Verlängerung der Reaktionszeit mit sinkender Lichtstärke in genügend klarer Weise zu konstatieren. Wir geben im folgenden einige der mit diesem Objekte angestellten Versuchsserien wieder. Zunächst teilen wir einige Experimente mit konstantem Licht, die bei gleicher Intensität und bei gleichen Entfernungen angestellt wurden, wie die oben von *Brassica* mitgeteilten.

I.	a) 150 cm: 35, 35—40, 50,	b) 300 cm: 45, 50, 55.
II.	a) 150 cm: 30, 30—35, 40,	b) 300 cm: 35, 35—40, 45.
III.	a) 150 cm: 30, 30—35, 40,	b) 300 cm: 35, 40, 45.
IV.	a) 150 cm: 40—45, 45, 55.	b) 300 cm: 45—50, 50, 60.

Sämtliche Versuche waren bei ca. 20° C angestellt worden. Sie lassen eine deutliche wenn auch nicht allzu große Verlängerung der Reaktionszeit bei steigender Entfernung erkennen und zwar auch der vierte Versuch, der durch die absolut langsamere Reaktion von den übrigen etwas abweicht. Es wurde nun auch eine Anzahl von Versuchen angestellt, bei denen zwischen Lampe und Objekte, die 150 cm entfernt standen, eine rotierende Scheibe eingeschaltet wurde, die wiederum, wie in den Versuchen mit *Brassica*, drei Viertel des Lichtes abdämpfte. Die hierbei gewonnenen Zahlen waren folgende:

I. 35, 40, 50.	III. 40, 45—50, 55.
II. ?, 40—45, 50.	IV. ?, 35, 45.

Auch diese Versuche lassen erkennen, daß die Einschaltung der rotierenden Scheibe nicht ohne Einfluß ist. Denn die Werte für die Reaktionszeiten bei 150 cm Entfernung und intermittierender Reizung nähern sich mehr denjenigen, die bei konstanter Reizung in 300, als denen, die in 150 cm Entfernung beobachtet wurden.

Man sieht, daß hier die Ergebnisse dieser Versuche keineswegs dazu ermuntern konnten, in dieser Richtung fortzufahren. Bestimmte Aufschlüsse über die Gesetze der Reizsummation waren von ihnen nicht zu erwarten. Doch hatten sie soviel gezeigt, daß Wiesners Schlußfolgerungen über die Gleichwertigkeit intermittierender und konstanter Reizung mit derselben Lichtintensität nicht haltbar waren; seine Versuche konnten nicht anders ausfallen, weil unter den von ihm eingehaltenen Bedingungen die Änderung der Reaktionszeit mit wechselnder Erregung zu gering war.

Die Versuche mit der Kompensationsmethode.

Wir gehen nun zur Besprechung derjenigen Experimente über, die mit der in der Einleitung auseinander gesetzten Methode, dem Kompensationsverfahren, gewonnen wurden. Ihr Prinzip beruht darauf, daß auf dasselbe Objekt von der einen Seite ein konstanter Reiz von bekannten Eigenschaften wirkte, von der andern dagegen ein intermittierender, dessen Wert gemessen werden sollte. Waren die beiden Reize gleichwertig. so durfte das Objekt keine Krümmung ausführen. Praktisch wurde die Methode so ausgeführt, daß zwischen zwei Lichtquellen, vor deren einer eine rotierende Scheibe eingeschaltet war, in verschiedenen Entfernungen eine Anzahl von Töpfen Aufstellung fanden. Es wurde nun derjenige Punkt festgestellt, in dem die Objekte indifferent blieben. Bei der empfindlichsten Pflanze, die wir anwandten, bei *Brassica Napus*, war das nie der Fall; hier reagierten, guten Zustand des Materials vorausgesetzt, alle Individuen, und so wurde denn als Indifferenzpunkt der Scheitelungspunkt angenommen, d. h. diejenige Stelle, an der die Objekte nach rechts und nach links auseinander gingen.

Ehe wir jedoch auf Einzelheiten eingehen, müssen wir noch einiges zur Theorie unserer Methode bemerken. Wir suchen, wie gesagt, denjenigen Punkt auf, an dem sich die beiden Reize das Gleichgewicht halten. Was dürfen wir nun daraus auf die Vorgänge, die sie in der Pflanze auslösen, schließen? Wären die beiden Reize wirklich qualitätsgleich, so hätten wir anzunehmen, daß in

dem Punkte, in dem sie sich einander aufheben, jeder von ihnen für sich angewandt denselben Effekt auslösen würde. Das ist aber in unserem Falle, wo die beiden einander kompensierenden Reize verschiedene Eigenschaften haben, nicht mit absoluter Sicherheit anzunehmen. Am besten werden wir uns darüber klar werden, wenn wir uns zunächst die Kompensation durch zwei sehr verschiedenartige Reize vorstellen, etwa einen Fall, in dem ein heliotropischer Reiz einen entgegengesetzten geotropischen aufhebt. Dasjenige, was wir mit Sicherheit daraus zu entnehmen haben, ist, daß jeder der ausgelösten beiden Reizketten ein gemeinsamer in diesem Falle gleich großer und entgegengesetzt gerichteter Effekt zukommt. Denn damit zwei Kräfte, um es allgemein auszudrücken, einander aufheben, müssen sie an demselben Punkt in gleicher Stärke und in entgegengesetzter Richtung angreifen. Es muß also der heliotropische und der geotropische Reiz in der Reizkette irgendwo ein gemeinsames Glied haben. Ein solches kennen wir ja in dem motorischen Effekt beider, und es ist möglich, daß die Aufhebung jener Reizwirkungen dann zustande kommt, wenn sich die durch sie ausgelösten Bewegungsimpulse kompensieren. Möglich ist es aber auch, daß die Kompensation bereits in einem früheren Gliede der Reizkette stattfindet, das wir zurzeit nicht kennen; jedenfalls aber ist im Auge zu behalten, daß die Kompensation nur an einem beim Eintritt der Reaktion notwendigen Gliede zu erfolgen braucht; im übrigen aber können die beiden Reaktionsketten verschieden gestaltet sein, und diese Verschiedenheit kann und wird es wahrscheinlich bedingen, daß jeder der beiden einander kompensierenden Reize einzeln angewandt einen besonderen zeitlichen Verlauf nimmt. Präsentationszeit, Reaktionszeit und die übrigen Zeitkonstanten brauchen für einen heliotropischen und geotropischen Reiz, die bei gleichzeitiger Anwendung sich aufheben, nicht identisch zu sein.

Das haben wir auch in unserem Falle zu beachten. Wir können nicht von vornherein annehmen, daß ein konstanter und intermittierender Lichtreiz in derselben Weise auf die Pflanze wirken. Wir haben schon oben betont, daß das Intermittieren an sich eine Einwirkung auf die Pflanze haben könnte, die neben der heliotropischen Reizung hergeht und auf den Verlauf der Reaktion von Einfluß sein kann. Durch diese Betrachtung ist die Bewertung der Ergebnisse, die wir mit der Kompensationsmethode erhalten, einzuschränken: wir dürfen aus ihnen nur schließen, daß bei zwei sich aufhebenden Reizen ein unerläßliches Glied der Kette

gleich und entgegengesetzt ist, haben aber mit der Möglichkeit des verschiedenen Verlaufes jeder einzelnen für sich angewandten Reizung zu rechnen. Daß aber die Unempfindlichkeit der Reaktionszeiten gegen Änderungen der Erregung der Untersuchung dieser Frage nicht günstig ist, wurde im vorigen Abschnitt gezeigt.

Ebensowenig wissen wir, an welcher Stelle der Reizkette die beiden angewandten Reize sich aufheben. Nur soviel können wir sagen, daß wir, rein physikalisch betrachtet, es mit zwei gleichzeitig wirkenden Reizungen zu tun haben. Hätten wir statt der Pflanze ein durchsichtiges rechteckiges Prisma, das von beiden Seiten her mit senkrechtem Lichteinfall beleuchtet wird, und zwar von der einen Seite her konstant mit schwächerer, von der andern intermittierend mit stärkerer Intensität, dann würden die Lichtintensitäten sich einfach subtrahieren, und der Erfolg wäre der, daß das Objekt in seinem Innern jederzeit einen konstanten Lichtabfall von einer Seite zur andern aufwiese; nur würde die Richtung des Lichtabfalles mit dem Periodenwechsel des intermittierenden Lichtes, wie leicht ersichtlich ist, jedesmal einer Umkehrung unterliegen. Bei unsern Objekten liegen jedoch die Verhältnisse etwas anders infolge der Brechung, die das Licht beim Eintritt in den Stengel erfährt. Man kann sich davon sehr leicht überzeugen, wenn man ein paralleles Strahlenbündel durch eine punktförmige Blende senkrecht auf einen dicken durchsichtigen Stengel, wie z. B. von *Impatiens Sultani*, fallen läßt. Richtet man das Licht so, daß es ein wenig unterhalb eines am Stengel angebrachten Querschnittes einfällt, so kann man auf diesem die Verteilung, die das einfallende Lichtbündel durch Brechung erfährt, außerordentlich klar und deutlich wahrnehmen. Man sieht dann, daß das Licht an einer Stelle konzentriert wird, die ungefähr an der Grenze zwischen Rinde und Gefäßbündel, auf der der Lichtquelle zugewendeten Seite liegt; im weiteren Verlaufe beleuchtet dann das nunmehr divergent werdende Lichtbündel die Rückseite des Stengels diffus und natürlich mit einer viel geringeren Intensität. Wenn wir nun auf der Rückseite des Stengels ein ebensolches Lichtbündel einfallen lassen, dann wird dieses gleichfalls an einer nicht tief unter der Epidermis liegenden Stelle zusammengebrochen, und wir werden somit durch zwei entgegengesetzt gerichtete Lichtreize zwei distinkte Lichtpunkte erhalten. Die Kompensation wird also bei Gleichheit dieser Reize nicht in physikalischer Weise erfolgen, wie es etwa der Fall wäre, wenn die Brechungsverhältnisse sich so wie in dem oben

beschriebenen Prisma verhielten; wir haben es vielmehr mit der Aufhebung zweier gesondert ausgelösten Reaktionsketten zu tun.

Was die Ausführung der Versuche im einzelnen anbelangt, so ähnelt sie im ganzen der Anordnung, die im ersten Abschnitt beschrieben wurde, nur daß statt der einen Lampe zwei gleiche aufgestellt wurden; vor der einen von beiden war, genau wie in den früheren Versuchen, die rotierende Scheibe angebracht. Es mußte hier nun ganz besonders Rücksicht genommen werden auf die Veränderungen, die die Lampen im Laufe der Benützung erleiden. Sie wurden kontrolliert mit Hilfe eines einfachen Bunsenschen Fettfleck-Photometers, das wir uns selbst konstruiert hatten. Es wurde damit der Indifferenzpunkt aufgesucht, d. h. diejenige Stelle auf der die Lampen verbindenden Geraden, an welcher von beiden Lichtquellen aus die gleiche Intensität hingelangte. Keine Lampe ist ja in Wirklichkeit konstant, und so nehmen auch die von uns benutzten Brenner mit dem Gebrauch an Intensität ab. Für uns war, wie sich aus dem folgenden ergeben wird, weniger die absolute Abnahme der Lichtintensität von Bedeutung, als das Verhältnis, in dem die beiden Lampen zueinander standen, und die Änderungen, welche dieses Verhältnis im Laufe der Zeit erfuhr. Wurden diese Umstände in der bezeichneten Weise geprüft, so ergab sich folgendes: während der ersten Periode verringerte sich die Intensität der Lampen ziemlich stark und zwar in recht ungleichmäßiger Weise. Das zeigte sich daran, daß während dieser Zeit der Indifferenzpunkt sich ziemlich stark verändern konnte und zwar bei kurz aufeinander folgenden Messungen in recht ungleichmäßiger Weise. Ist diese Periode vorüber, dann erfolgt die Intensitätsabnahme lange Zeit hindurch ziemlich gleichmäßig und langsam, so daß während dieser Zeit die Anderungen des Indifferenzpunktes nur um weniges über die Fehlergrenzen hinausgehen. Dann, wenn die Lampen zu lange gebraucht worden sind, stellen sich wieder Unregelmäßigkeiten ein. Daraus ergaben sich für die Anstellung der Versuche die folgenden praktischen Nutzanwendungen. Die Lampen mußten, bevor sie für Versuche benutzt werden konnten, zuerst eine Zeitlang brennen; es genügte meist, sie über Nacht, also während ca. 12 Stunden, in den Strom eingeschaltet zu lassen, um sie am nächsten Tage gebrauchsfähig zu finden. Dann konnte man sie lange Zeit hindurch, nämlich während ungefähr 200 Brennstunden, verwenden, ohne störende Verschiebungen des Indifferenzpunktes wahrzunehmen. Da dieser jederzeit am Anfang und am

Ende eines jeden Versuches bestimmt wurde, konnte ohne weiteres bemerkt werden, wann Ersatz durch neue Brenner notwendig war.

Was die Aufstellung der Objekte anbelangt, so geschah sie in genau derselben Weise wie in den vorigen Versuchen. Es wurde zunächst ein Topf genau in die Mittellinie zwischen die beiden Lampen gebracht, die andern Töpfe, die in anderer Entfernung von den Lichtquellen standen, erhielten eine etwas seitliche Aufstellung, die aber nie um mehr als um ca. 10 cm von der Mittellinie abwich. Da die Aufstellung in verschiedener Entfernung die Auffindung des physiologischen Indifferenzpunktes bezweckte, war stets ein Topf für den Versuch entscheidend. Diejenigen, in denen die Pflanzen zuerst deutlich nach rechts oder nach links reagierten, konnten entfernt werden und statt dessen wurden neue an anderen Stellen aufgestellt. Dabei wurde stets Sorge getragen, daß an dem entscheidenden Punkte ein Topf in die Mittellinie zu stehen kam, so daß alle Fehler, die sich aus seitlichen Abweichungen ergeben hätten, dadurch eliminiert wurden.

Bei den ersten vorläufigen Versuchen wurde noch mit der Möglichkeit gerechnet, daß in Wiesners Auffassung von der Wirkung der Intermittenz ein richtiger Kern steckte. Wäre das der Fall, so müßte die Scheitelung an dem gleichen Punkte zwischen den beiden Lampen stattfinden, gleichgültig, ob vor der einen eine Scheibe rotierte oder nicht. Es wurde daher zunächst der Indifferenzpunkt zwischen den beiden konstant wirkenden Lampen optisch gemessen, dann durch einige Töpfe mit *Brassica*-Keimlingen, die um diesen Punkt herum Aufstellung fanden, geprüft, ob der physiologische Indifferenzpunkt mit dem optischen übereinstimmen würde. Das war in der Tat der Fall. Bereits nach ca. 1 Stunde war an den Keimlingen, die rechts und links von diesem Punkt in 5 cm Entfernung standen, eine deutliche Krümmung zu beobachten. Diese schritt nun nach innen vor, und nach 2 $^1/_2$ Stunden war kein einziges Objekt mehr ungekrümmt. In dem Zwischenraum von ca. 1—1 $^1/_2$ cm, der zwischen den innersten nach den beiden Richtungen divergierenden Keimlingen lag, fiel nun der vorher auf optischem Wege gefundene Punkt gleicher Lichtintensität.

Im folgenden Versuche wurde die Anordnung beibehalten, nur daß vor eine der Lampen eine rasch auf dem Elektromotor rotierende Scheibe eingeschaltet wurde, durch deren Wirkung jedesmal eine Lichtperiode mit einer Dunkelperiode von gleicher Dauer abwechselte. Die Keimlinge waren zunächst an demselben Punkt auf-

gestellt worden, wie in dem vorigen Versuch, sie reagierten aber alle in der Richtung des konstanten Lichtes und man mußte die neu aufgestellten Töpfe beträchtlich der intermittierenden Lichtquelle nähern, um den Scheitelpunkt zu finden: er lag ca. 27,5 cm von dem früher gefundenen entfernt.

Wurde nun eine andere Scheibe eingeschaltet, die nur während des vierten Teils der Zeit das Licht wirken ließ, so betrug die entsprechende Entfernung des physiologischen Indifferenzpunktes 55 cm.

Diese vorläufigen Versuche ließen klar und deutlich und mit weit größerer Schärfe als die Zeitmessungsexperimente erkennen, daß die Ausschaltung des Lichtes während eines Teils der Reizungszeit keineswegs ohne Einfluß auf die beleuchteten Pflanzen war, und zwar lehrte schon eine Berechnung dieser ersten Versuche, daß eine gute Übereinstimmung der gefundenen Scheitelpunkte mit den Anforderungen des Talbotschen Gesetzes bestand. Diese befanden sich da, wo man sie hätte erwarten müssen, wenn man nicht intermittierendes Licht, sondern konstantes von der halben resp. der viertel Intensität angewendet hätte.

In den folgenden definitiven Versuchen wurde nun stets so verfahren, daß die Objekte um den nach dem Talbotschen Gesetz zu erwartenden Punkt herum Aufstellung fanden. Dieser brauchte nicht berechnet zu werden, sondern konnte direkt mit Hilfe des Photometers bestimmt werden, denn da das Talbotsche Gesetz ja für unser Auge gilt, wird dieses Instrument für eine Lichtquelle von der Intensität J, vor der eine Scheibe gleich lange Licht- und Dunkel-Intervalle erzeugt, die halbe Intensität anzeigen. Es war also nur nötig, vor Beginn des Versuchs die rotierende Scheibe einzuschalten und bei rascher Drehung den photometrischen Indifferenzpunkt zu bestimmen. In manchen Fällen wurde die rasch rotierende Scheibe auch für den Versuch beibehalten, in anderen durch eine Scheibe mit gleichem Verhältnis zwischen Licht und Dunkel, die aber weniger Ausschnitte besaß, ersetzt, so daß die Intermittenzperioden größer wurden. Die Versuche wurden mit verschiedenen Objekten ausgeführt, hauptsächlich mit *Brassica Napus*, die am raschesten und schönsten den Scheitelpunkt zeigte; ferner mit *Avena sativa*, mit *Setaria italica*, *Ipomoea* und *Helianthus*. Bei diesen drei letztgenannten Objekten kam es mitunter vor, daß die Scheitelung keine vollständige wurde, daß in der Mitte auf einer Strecke von 3—4 cm einige Objekte ungekrümmt blieben; dann wurde als physiologischer Indifferenzpunkt die Mitte zwischen den beiden innersten deutlich

gekrümmten Exemplaren angenommen. Bezüglich des Lichtes wurden alle drei Faktoren variiert, bei denen dies möglich war, nämlich die Lichtintensität, das zeitliche Verhältnis zwischen Licht- und Dunkel-Perioden und deren absolute Dauer. Das folgende Verzeichnis der Versuche zeigt nun zunächst, innerhalb welcher Grenzen diese Prüfung stattfand, ohne daß wesentliche Abweichungen vom Talbotschen Gesetz zu beobachten waren. Wir finden in ihm, neben den notwendigen Angaben über die Versuchsbedingungen, auch die Angabe der Entfernung des optisch gemessenen Indifferenzpunktes mit rotierender Scheibe von dem Mittelpunkt der Verbindungslinie der beiden Lampen, und können daraus die Abweichungen, welche der physiologische Indifferenzpunkt von dem optischen zeigt, entnehmen.

1. *Brassica Napus*, 16/64-Scheibe[1]); schnelle Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 63,5 cm. Angesetzt 1^{00} N.; Scheitelung 4^{00} N. zwischen 63 und 64 cm.
2. *Brassica napus*, 16/64-Scheibe; schnelle Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 63,5 cm; Physiolog. Indifferenzpunkt 61 cm. Die Keimlinge standen unter Glaskasten.
3. Wie vor. Angesetzt 9^{30} V.; 12^{45} N. Scheitelung bei 64,5 cm.
4. *Sinapis alba*, 32/64-Scheibe; schnelle Rotation. Photom. Indifferenzpunkt 36 cm. Angesetzt 9^{55} V.; 2^{55} N. Scheitelung zwischen den Keimlingen bei 35 und 37 cm.
5. *Sinapis alba*, 32/64-Scheibe; schnelle Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 36 cm. Angesetzt 12^{45} N.; Scheitelung 4^{00} N. bei 35 cm.
6. *Brassica Napus*, Versuchsbeding. wie bei Vers. 5. Angesetzt 4^{10} N.; 9^{30} N. Scheitelung bei 34—36 cm; Feuchtigkeit gering (45%), Reaktion schwach.
7. *Sinapis alba*, Versuchsbeding. wie bei Vers. 5, nur unter Glaskasten, Feuchtigkeit 67%. Reaktion sehr stark. 12^{15} N. anges.; 3^{45} N. Scheitel. zwischen 35 u. 37 cm.
8. *Brassica Napus*, Versuchsbeding. wie vorige. Opt. Indifferenzpunkt bei 36 cm. Angesetzt 10^{37} V.; 3^{00} N. Scheitelung bei 34 cm.
9. *Ipomoea spec.*, Versuchsbeding. wie vorige. Angesetzt 4^{15} N.; 6^{45} N. schöne deutliche Reaktion; alle Keimlinge, die reagiert haben, werden durch in den Boden gesteckte Drahtstifte bezeichnet. 8^{45} N. Scheitelung um den Indifferenzpunkt; die beiden Keimlinge, die diesem rechts und links am nächsten stehen, sind jedoch gerade, sie hatten 6^{45} reagiert, haben sich also nachträglich wieder gestreckt.
10. *Brassica*, wie vor. Scheitelung bei 33 cm.
11. *Brassica*, wie vor. Angesetzt 10^{00} V.; Scheitelung 3^{00} N. bei 33—34 cm.
12. *Ipomoea*, 16/64-Scheibe; Reaktion deutlich, bis auf eine indifferente Zone zwischen 62 und 66 cm, innerhalb deren der optische Indifferenzpunkt liegt. Auch diesmal ist der Rückgang bereits eingetretener Reaktionen zu beobachten.
13. *Brassica*, 16/64-Scheibe; Scheitelung bei 62 cm in voller Übereinstimmung mit dem optischen Indifferenzpunkt.
14. *Brassica*, wie vorige. Angesetzt 3^{30} N.; 7^{30} N. gescheitelt bei 62 cm. Optischer Indifferenzpunkt bei 62 cm.

1) D. h. Scheibe mit 16 Ausschnitten von je 1/64 Kreisumfang; die anderen Scheiben sind in entsprechender Weise bezeichnet.

15. *Brassica*, $^{8}/_{64}$-Scheibe; Scheitelung bei 93 cm; opt. Indifferenzpunkt übereinstimmend.
16. *Brassica*, wie vor. Scheitelung bei 92—93 cm.
17. *Brassica*, wie vorige. Gleiches Ergebnis.
18. *Brassica*, wie vor.; doch beiderseits Rauchglasscheibe III eingeschaltet. Angesetzt 7^{45} N.; am nächsten Morgen deutliche Reaktion, Indifferenzpunkt zwischen 92 und 93 cm, übereinstimmend mit dem opt. Indifferenzpunkt ohne die Rauchglasscheiben, doch ist die ganze Reaktion wesentlich schwächer, als ohne Dämpfung des Lichtes.
19. *Brassica*, $^{8}/_{128}$-Scheibe; schnelle Rotation. Versuchsdauer von 10^{15} V. bis 1^{00} N. Opt. und physiol. Indifferenzpunkt bei 116 cm.
20. *Brassica*, wie vor. Angesetzt 7^{30} N. bis 9^{00} N.; gleiches Ergebnis. Die Reaktionen sind deutlich, aber wesentlich schwächer, als etwa bei den Versuchen mit $^{32}/_{64}$-Scheiben, was durch die geringere zur Wirkung gelangende Intensität erklärlich ist.
21. *Brassica*, $^{32}/_{64}$-Scheibe; schnelle Reaktion. Opt. Indifferenzpunkt 29 cm. Angesetzt 9^{40} V.; 3^{00} N. Scheitelung bei 27,5 cm.
22. *Brassica*, wie vor. Angesetzt 3^{15} N.; 9^{00} N. unscharfe Reaktion. 9^{15} V. deutliche Scheitelung zwischen 25 und 26,5 cm. Die photom. Messung ergibt eine Verschiebung des opt. Indifferenzpunktes von 29 bis 25,5 cm.
23. *Brassica*, wie vor.; mit Rauchglasscheiben III. Angesetzt 10^{10} V.; 5^{30} N. Scheitelung zwischen 24 und 27 cm.
24. *Brassica*, wie vor.; mit Rauchglasscheiben III. Opt. Indifferenzpunkt, ohne Rauchgläser gemessen, bei 26 cm. Angesetzt 10^{10} V.; 7^{30} N. noch keine deutliche Scheitelung; am nächsten Tag 9^{00} V. gute Reaktion, Scheitel. zwisch. 26,5 u. 27 cm.
25. *Brassica*, $^{32}/_{64}$-Scheibe; langsame Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 26 cm. Angesetzt 10^{00} V.; Scheitelung 3^{35} N. bei 24,5 bis 25 cm.
26. *Brassica*, $^{16}/_{64}$-Scheibe; langsame Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 58,5 cm. Angesetzt 4^{45} N.; Scheitelung am nächsten Tage 9^{30} V. bei 57 cm.
27. *Brassica*, $^{16}/_{64}$-Scheibe; langsame Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 58,5 cm. Angesetzt 10^{00} V.; Scheitelung 6^{00} N. zwischen 57 und 59 cm.
28. *Brassica*, Versuchsbeding. wie 27. Angesetzt 6^{30} N.; am nächsten Tage Scheitelung zwischen 57 und 58 cm.
29. *Brassica*, $^{32}/_{64}$-Scheibe; schnelle Rotation. Opt. Indifferenzpunkt 75 cm. Angesetzt 6^{00} N.; am nächsten Tage 9^{45} V. Scheitelung bei 75—76 cm.
30. *Brassica*, $^{16}/_{64}$-Scheibe; langsame Rotation. Opt. Indifferenzpunkt anfangs bei 75 cm. Angesetzt 11^{00} V.; 9^{00} N. Scheitelung bei 73,5—74 cm. Die photom. Messung am Schluß des Versuchs ergibt eine Verschiebung des Indifferenzpunktes nach 73,5 cm.
31. *Brassica*, $^{8}/_{64}$-Scheibe; schnelle Rotation. Opt. Indifferenzpunkt bei 104 cm. Angesetzt 10^{30} V.; 4^{00} N. Scheitelung zwischen 104 und 105 cm, ein Keimling bei 104,5 cm ungekrümmt.
32. *Brassica*, $^{8}/_{64}$-Scheibe; langsame Rotation. Angesetzt 4^{30} N.; am nächsten Tage Tage 9^{10} V. Scheitelung bei 103—104 cm.

Hinzugefügt seien aus älteren Protokollen von A. N. noch einige Versuche mit anderen Ojekten (Versuche mit *Brassica* hatten gleichfalls denselben Erfolg wie die zahlreichen, hier mitgeteilten, sie seien also nicht besonders angeführt).

33. *Avena sativa*, $^{16}/_{64}$-Scheibe; schnelle Rotation. Opt. Indifferenzpunkt bei 73 cm. Angesetzt 10^{00} V.; 1^{00} N. Scheitelung zwischen 72 und 73 cm. 3^{30} N. haben sich die Keimlinge zwischen 71 u. 74 cm wieder gestreckt, im übrigen ist die Reaktion stärker geworden.

34. *Avena sativa*, $^{16}/_{64}$-Scheibe; langsame Rotation. Opt. Indifferenzpunkt bei 73 cm. Angesetzt 9^{30} V.; 1^{30} N. indifferente Zone zwischen 70,5 und 74 cm, im übrigen haben die Keimlinge nach den entsprechenden Seiten reagiert.

35. *Setaria italica*, $^{32}/_{64}$-Scheibe; Photom. Indifferenzpunkt 34 cm. Angesetzt 11^{30} N.; 3^{15} N. indifferente Zone zwischen 33 und 36,5 cm.

36. *Helianthus annuus*, $^{32}/_{64}$-Scheibe; rasche Rotation. Opt. Indifferenzpunkt bei 36 cm. Angesetzt 9^{30} V.; 1^{30} N. Scheitelung zwischen 35 und 36,5 cm. 3^{30} N. haben sich zwei dem Indifferenzpunkt am nächsten stehenden Keimlinge wieder gestreckt.

Man sieht aus den mitgeteilten Zahlen, daß innerhalb der Grenzen, in denen sich die Versuchsbedingungen bewegen, die Abweichungen vom Talbotschen Gesetz sehr geringe sind und nicht viel über den Fehler von ca. 1 cm hinausgehen, mit dem die photometrische Messung selbst behaftet war. Und die Grenzen sind durchaus nicht eng. Was den wichtigsten Punkt anbelangt, nämlich das Verhältnis zwischen Licht- und Dunkel-Perioden, so schwanken sie zwischen $^{1}/_{2}$ und $^{1}/_{16}$, ohne daß ein Unterschied in der Genauigkeit der Ergebnisse zu bemerken wäre.

In dieser Richtung könnten die Versuche allerdings mit ganz anderen technischen Mitteln eine Fortsetzung erfahren; es muß nämlich ganz offenbar ein Periodenverhältnis geben, in welchem der intermittierende Reiz überhaupt nicht mehr wirkt. Wir werden davon im theoretischen Teil noch weiter sprechen, aber ohne weiteres ist klar, daß, wenn auf einen sehr kurzen Lichtblitz eine sehr lange Dunkelperiode folgt, ehe der zweite Lichtblitz eintritt, es unter Umständen zu erwarten ist, daß während der Dunkelperiode jeder Erfolg des vorangehenden Reizes erlischt, so daß eine Summation der Wirkungen aufeinander folgender Lichtblicke nicht mehr möglich ist. Ob bis zu dieser Grenze hinunter das Talbotsche Gesetz gilt, kann man mit Sicherheit nicht voraussagen; sollte das der Fall sein, dann läge hier die Möglichkeit einer sehr exakten Bestimmung der heliotropischen Reizschwelle vor.

Haben wir hier eine Grenze unbestimmt gelassen, deren Aufsuchung mit verfeinerten technischen Mitteln vielleicht nicht ohne Interesse ist, so hat vermutlich die Beschränkung, die wir uns bezüglich der Lichtintensität aus praktischen Rücksichten auferlegten, keine große Bedeutung. Durch Einschalten von Rauchscheiben haben wir die ursprüngliche Stärke der Lichtquelle auf $^{1}/_{25}$ herabgesetzt, ohne den Indifferenzpunkt wesentlich gegen den Talbotschen Punkt verschoben zu finden. Noch weiter herabzugehen ist untunlich, weil mit geringerer Intensität die Scheitelung immer undeutlicher wird und auch bei dem so empfindlichen Objekte,

das wir in *Brassica* besaßen, nicht mehr mit der gleichen Geschwindigkeit vor sich geht, wie bei stärkerem Licht. Die Lichtintensität zu steigern, wäre wohl von Interesse gewesen, wenn man bis zu jenen Stärken hätte gelangen können, in denen eine Umkehrung der positiven Reaktion in eine negativ heliotropische eintritt. Doch neben der großen Kostspieligkeit derartiger Versuche fällt der Umstand erschwerend ins Gewicht, daß man Lichtquellen von der nötigen Intensität nicht in genügender Konstanz erhalten kann.

Die absolute Dauer der Einzelperioden variierte in diesen Versuchen zwischen ungefähr 27000 und 300 in der Minute. Die erstere Ziffer konnte erreicht werden, wenn man z. B. eine Scheibe mit 32 Ausschnitten so rasch rotieren ließ, als es bei einigermaßen ruhigem Gange des Elektromotors möglich war. In solchen Fällen zeigte das Zählwerk z. B. einmal 8480, ein anderes Mal 8425 Umdrehungen in 10 Minuten an. Um die Zahl der Perioden in der gleichen Zeit zu berechnen, haben wir die Zahl der Ausschnitte mit der Zahl der Umdrehungen zu multiplizieren. Die längsten Perioden wurden erreicht, wenn die Scheibe nur einen Ausschnitt hatte und der Elektromotor mit so viel vorgeschaltetem Widerstand lief, als es möglich war, ohne daß man eine Unterbrechung des Ganges zu befürchten hatte. In solchen Fällen zeigte das Zählwerk z. B. in einem Fall 10800, in einem andern Falle 9600 Umdrehungen in 30 Minuten. Da der Erfolg, wie aus den Versuchen ersichtlich ist, innerhalb der bezeichneten Grenzen nicht von der absoluten Periodendauer abhing, so wurde die Geschwindigkeitsmessung nach Konstatierung dieser Tatsache meistens unterlassen, und so finden wir im Versuchsprotokoll gewöhnlich nur die Gangart „langsam" oder „schnell" verzeichnet, womit die beiden Extreme innerhalb der hier näher angegebenen Grenzen gemeint sind.

Die Periodendauer noch kürzer zu machen, war mit Hilfe der von uns angewandten Methodik nicht gut möglich. Es ist aber im Hinblick auf die so feinen und exakten Untersuchungen, die in dieser Richtung bezüglich des menschlichen Auges angestellt wurden, nicht wahrscheinlich, daß man zur Konstatierung von Abweichungen gelangt, wenn man Lichtperioden noch weiter verkürzt. Nach dieser Richtung hin ist die Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes wahrscheinlich unbegrenzt. Anders steht es dagegen mit der Frage, wie sich die Verhältnisse gestalten werden, wenn wir die Periodendauer verlängern. Für das Auge wissen wir, daß, wenn die intermittierenden Reize nicht schnell genug aufeinander folgen, die Erscheinung

des sogen. Flimmerns eintritt, d. h. die Wirkungen der Einzelreize summieren sich nicht mehr zu einer einheitlichen Erregung, sondern wir sind imstande, die Lichtperioden von den dazwischen liegenden Dunkelintervallen zu unterscheiden. Wir nennen die Grenze, bei der dieses Flimmern eintritt, die kritische Periode, die, wie wir schon oben hörten, von den Versuchsbedingungen abhängig ist; sie wird z. B. größer bei abnehmender Intensität des Lichtreizes. Auch für die Pflanzen muß es eine derartige kritische Periode, eine Gültigkeitsgrenze für das Talbotsche Gesetz, geben, denn ganz bestimmt kann dieses nicht mehr gelten, wenn die Wirkungen der intermittierenden, durch sehr lange Dunkelintervalle unterbrochenen Reize sich nicht mehr zu einer einheitlichen Bewegungsreaktion summieren. In einem solchen Falle tritt, wie wir es in der Einleitung dargestellt haben, eine pendelnde Bewegung des Objektes ein. Es erhob sich aber die Frage, ob nicht schon früher, d. h. bei kürzerer Dauer der Perioden der Gültigkeitsbereich des Talbotschen Gesetzes aufhört, und bei der Summation andere Verhältnisse bezüglich des quantitativen Wertes intermittierender Reize auftreten.

Zur experimentellen Behandlung dieser Frage mußten wir den rasch rotierenden Elektromotor durch einen langsameren Rotationsapparat ersetzen, und benutzten dazu einen Pfefferschen Klinostaten. Die Versuchsanordnung wurde so gewählt, daß der Klinostat hinter der Lampe stand, die das intermittierende Licht liefern sollte. Mit der Klinostatenachse war eine mit der Beleuchtungsrichtung parallel stehende Welle verbunden, an welcher vorn die rotierende Scheibe so befestigt war, daß ihr peripherer Teil sich vor der Öffnung des horizontal gerichteten Lampenzylinders bewegte. Die bekannten Einrichtungen des Pfefferschen Klinostaten erlaubten es, die Gangart der Welle dermaßen zu variieren, daß ihre Geschwindigkeit sich zwischen 30 Sekunden und 40 Minuten bewegte.

Die Versuche, für die nur *Brassica Napus* verwendet wurde, führten wir zunächst mit ungeschwächter Intensität der Nernstlampen aus. Es zeigte sich, daß bei Verwendung einer Scheibe, die $^1/_4$ Licht- und $^3/_4$ Dunkel-Perioden besaß, eine Herabsetzung der Periodenzahl auf 30 Sekunden ohne Einfluß auf den Erfolg blieb: die Scheitelung erfolgte an demselben Punkte, an welchem der photometrische Indifferenzpunkt mit einer rasch rotierenden Viertelscheibe bestimmt war. Wir gingen infolgedessen mit der Geschwindigkeit noch weiter hinunter bis zu der Grenze, die unser Klinostat zuließ. Die Versuche sind im folgenden in genau derselben Weise, wie es oben geschehen ist, zusammengestellt.

1. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 40 Sek.; Talbotscher Punkt 77,1 cm. 9^{30} V. anges. Scheitelung bei 75—76 cm, doch nicht sehr deutlich auf der linken Seite; ein Topf durch neuen ersetzt. 9^{45} N. Scheitelung an der gleichen Stelle, doch stärker.
2. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 80 Sek.; Talbotscher Punkt 72 cm. Anges. 5^{30} N.; am nächsten Tage 1^{30} N. bis 72 cm alle bis auf eine Ausnahme bei 71 cm nach links, von 75 cm alle nach rechts gekrümmt, dazwischen indifferente Zone. Der Keimling bei 71 cm ist nach rechts gekrümmt.
3. $^1/_6$-Scheibe; Interm.-Per. 80 Sek.; Talbotscher Punkt 69 cm. Anges. 9^{15} V.; 3^{30} N. Indiff.-Punkt zwischen 72 und 77 cm, dazwischen zwei gerade Keimlinge.
4. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 80 Sek.; Talbotscher Punkt bei 66 cm. Anges. 9^{30} V.; 3^{45} N. Scheitelung bei 69 cm.
5. Wie 4. Talbotscher Punkt bei 68,5 cm. Anges. 4^{00} N.; am nächsten Tage 8^{35} V. Indifferente Zone zwischen 62,5 und 66,5 cm.
6. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 2,5 Sek.; Talbotscher Punkt bei 68,5 cm. Anges. 4^{30} N.; am nächsten Tage 10^{45} V. Scheitelung zwischen 67 und 68,5 cm.
7. Wie 6. Anges. 10^{30} V.; 4^{00} N. Scheitelung zwischen 66 und 68 cm.
8. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 80 Sek.; Talbotscher Punkt 68,0 cm. Anges. 8^{45} V.; 4^{15} N., Scheitelung zwischen 66,5 und 68,5 cm.
9. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 18 Min.; Talbotscher Punkt 68,0 cm. Anges. 4^{10} N.; am nächsten Tage 10^{10} V. Scheitelung zwischen 91 und 93 cm.
10. Wie 9. Talbotscher Punkt 68,5 cm. Anges. 9^{30} V.; 3^{15} N. haben bis 94 cm alle nach rechts, von 90 cm an alle nach links reagiert, dazwischen vier Keimlinge mit wechselnder Richtung.
11. Wie 10. Talbotscher Punkt 69,5 cm. Anges. 3^{30} N.; 6^{30} N. Scheitelung etwa zwischen 104 und 107 cm. 8^{30} N. hat sich der Indiff.-Punkt verschoben, er liegt jetzt zwischen 97 und 98 cm.
12. Ebenso. Talbotscher Punkt bei 76 cm. Anges. 12^{50} N.; 8^{15} N. bis 110 cm die meisten nach links, von 113 cm die meisten nach rechts gekrümmt. 8^{45} N. bis 103 cm Reaktion nach links, von 110 cm an nach rechts; während des Versuchs hatte der Talbotsche Punkt eine Verschiebung um 1 cm in entgegengesetzter Richtung erfahren, der optische Indiff.-Punkt lag jetzt bei 77 cm.
13. Ebenso. Talbotscher Punkt bei 76 cm. Anges. 9^{05} V.; 4^{15} N. Indiff.-Punkt zwischen 107,5 und 110 cm.
14. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 4^{30} N.; Talbotscher Punkt 75 cm. Anges. 5^{00} N.; 9^{00} N. bis 85 cm Reaktion nach rechts, von 78 cm an nach links, dazwischen unbestimmt; Reaktion sehr scharf und konstant.
15. Ebenso. Talbotscher Punkt 75,5 cm. Anges. 9^{40} V.; 3^{35} N. Scheitelung zwischen 75,5 und 79 cm.
16. Ebenso. Talbotscher Punkt 75,5 cm. Anges. 3^{50} N.; 9^{00} N. Indifferenzzone zwischen 73 und 79 cm.
17. $^1/_4$-Scheibe; Intermittenzzeit 10 Min.; Talbotscher Punkt 75,5 cm. Anges. 6^{15} N.; am nächsten Tage 8^{30} V. Indiff.-Punkt zwischen 95,5 und 100 cm.
18. Ebenso. Talbotscher Punkt bei 75,5 cm. Anges. 3^{50} N.; am nächsten Tage 9^{00} V. Indifferenzzone zwischen 90,5 und 94 cm.
19. Ebenso. Talbotscher Punkt bei 75,5 cm. Anges. 9^{40} V; 3^{45} N. scharfe Scheitelung bei 90,5 cm, doch ist bei 95 und 96 cm je ein Keimling indifferent geblieben.
20. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 20 Min.; Talbotscher Punkt bei 68,5 cm. Anges. 10^{35} V. 4^{45} N. Indiff.-Punkt zwischen 104 und 106 cm, bei 104,5 cm ein Keimling gerade.

21. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Punkt 30 Min. Talbotscher Punkt bei 68,5 cm. Anges. 12^{00} N.; am nächsten Morgen 8^{00} V.; bis 139 cm haben alle nach links reagiert, von 147 cm an alle nach rechts, dazwischen unentschiedene Zone.

27. Ebenso. Anges. 8^{15} V; 5^{00} N. deutliche Scheitelung. Bis 145 cm alle nach links, von 147 cm an alle nach rechts gekrümmt.

28. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 45 cm; Talbotscher Punkt 69,5 cm. Anges. 7^{30} N.; am nächsten Tage 9^{00} N.; von 165 cm an alle nach rechts, von 161,5 cm an alle nach links reagiert, dazwischen unbestimmt.

Daraus ist zu ersehen, daß die erste wirklich deutliche Abweichung von dem Talbotschen Gesetz bei einer Rotationsgeschwindigkeit von $4^1/_2$ Minuten auftritt, d. h. bei einer Reizung, bei der eine Beleuchtungsdauer von $1^1/_8$ Minuten mit einem Dunkelintervall von $3^3/_8$ Minuten abwechselt. Die Abweichung bestand darin, daß der physiologische Indifferenzpunkt der intermittierenden Lichtquelle näher lag als der optische. Die Scheitelung erfolgte bei schwacher Verlangsamung der Reizungsperioden noch genau so scharf wie bei den früheren Versuchen und gestattete eine genaue Feststellung des gesuchten Punktes, und so darf man die Differenz von 2 cm, die ja die Fehlergrenze nicht sehr stark überschreitet, als das erste Anzeichen der Unwirksamkeit des Talbotschen Gesetzes ansehen. Das bestätigen aufs schlagendste die Versuche, welche zeigen, daß, je langsamer die Rotation erfolgt, wir um so näher an das intermittierende Licht heranrücken müssen, um eine Scheitelung zu erzielen. Wir können aus den oben mitgeteilten Versuchsergebnissen berechnen, wie hoch wir für die verschiedenen Periodengeschwindigkeiten die optische Lichtstärke der intermittierenden Beleuchtung zu wählen haben, um das konstante Licht zu kompensieren, dessen Intensität wir als J bezeichnen wollen. Unter optischer Intensität ist hier diejenige verstanden, die wir nach dem Talbotschen Gesetz berechnen, d. h. die absolute Lichtstärke multipliziert mit dem Bruchteil der Periode, der von der Beleuchtungsphase eingenommen wird. Es ergibt sich, daß bei 10 Minuten Periode diese Intensität gleich 1,3 ist, bei 18 gleich 1,7, bei 20 gleich 5,0, bei 30 gleich 8,1 und bei 45 gleich 18,1 beträgt. Man sieht also, daß anfangs bei einer Steigerung der Periodendauer der physiologische Wert der intermittierenden Beleuchtung langsam sinkt, und dann bei einer gewissen Langsamkeit der Rotation außerordentlich stark abnimmt. Ein besonderes Gesetz vermögen wir hier nicht zu erkennen, es ist auch nicht anzunehmen, daß man ein solches aus einem größeren Zahlenmaterial herausrechnen könnte. Darauf deutet schon hin, daß die Scheitelungen nicht mehr so scharf werden, wie es im

Gültigkeitsbereich des Talbotschen Gesetzes der Fall ist. Es war hier immer eine Zone von ca. 5—6 cm vorhanden, in welcher die Reaktionen etwas unsicher und schwankend ausfielen und sich mitunter sogar während der Versuchsdauer ein wenig veränderten. Als Indifferenzpunkt wurde dann immer der Mittelpunkt zwischen denjenigen zu innerst liegenden Keimlingen genommen, die die Grenzen bildeten von der Region, innerhalb welcher kräftige und eindeutige Reaktionen ausgeführt wurden.

Es hat sich also bei diesen Versuchen herausgestellt, daß für die Pflanzen eine kritische Periode des Talbotschen Gesetzes existiert, jenseits deren die genannte Summationsregel zu wirken aufhört, und wir lernten dabei kennen, daß diese Geschwindigkeit weit unterhalb derjenigen liegt, bei welcher die Pflanze in pendelnder Bewegung dem intermittierenden Reiz zu folgen beginnt. Anderseits ist diese kritische Geschwindigkeit bedeutend größer, als beim menschlichen Auge. Es ist klar, daß dies mit der größeren Trägheit der Reaktion bei der Pflanze zusammenhängt. Was für Schlußfolgerungen wir im einzelnen aus der Gültigkeitsgrenze für das Talbotsche Gesetz zu ziehen haben, wird in einem späteren Abschnitt Erörterung finden.

Es war nun noch die Frage zu erledigen, ob die Gültigkeitsgrenze für das genannte Gesetz für alle Intensitäten die gleiche ist, oder ob wir auch bei der Pflanze in dieser Hinsicht auf dieselben Verschiedenheiten stoßen, wie beim menschlichen Auge, wo wir die kritische Periode durch Herabsetzung der Lichtstärke verlängern können. Wir stellten deshalb die Versuche. die wir zuletzt erwähnt haben, mit der Abänderung an, daß wir das Licht der Nernstlampen durch Vorschalten der stärksten uns zur Verfügung stehenden Rauchscheiben schwächten, so daß es auf den 25. Teil seiner Intensität reduziert wurde. Da ergab sich denn das überraschende Resultat, daß bei allen benutzten Geschwindigkeiten — es waren dies dieselben, die in der vorigen Versuchsreihe angewendet wurden — das Talbotsche Gesetz noch gültig war. Sogar bei einer Periodendauer von 45 Minuten, bei der in den Versuchen mit intensivem Licht die 18fache optische Stärke zur Kompensation des konstanten Lichtes notwendig war, erfolgte bei Lichtdämpfung die Scheitelung genau im Talbotschen Punkte. Im folgenden sind die Ergebnisse dieser Versuchsreihe zusammengestellt.

1. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 13 Min.; Rauchglasscheibe III. Talbotscher Punkt bei 73,5 cm. Anges. 9^{50} V; 6^{15} N.: bis 68 cm Reaktion nach links, von 73 cm nach rechts, bei 70,5 cm ein Keimling indifferent.
2. Ebenso. Talbotscher Punkt bei 72,5 cm. Anges. 6^{30} N.; am nächsten Morgen 8^{45} V. Scheitelung bei 72 cm, doch bei 75 cm ein Keimling vertikal gekrümmt.
3. Ebenso. Talbotscher Punkt bei 74 cm. Anges. 8^{45} V.; 4^{45} N. Reaktion bis 70 cm nach links, von 76 cm an nach rechts, dazwischen unbestimmte Zone.
4. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 13 Min.; Rauchglasscheiben I u. II (etwas helleres Licht als mit Scheibe III). Talbotscher Punkt bei 76 cm. Anges. 9^{15} V.; 5^{45} N.: bis 70 cm alle nach links, von 75 cm an alle nach rechts gekrümmt, dazwischen unbestimmt.
5. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 20 Min.; Rauchglasscheiben I u. II; Talbotscher Punkt 68 cm. Anges. 9^{45} V.; 1^{00} N. bis 65,5 cm alle nach links, von 70,5 cm alle nach rechts gekrümmt, dazwischen drei Keimlinge unbestimmt.
6. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 30 Min.; Rauchglasscheibe III. Anges. 10^{00} V.; 5^{00} N. Indiff.-Zone zwischen 61 und 68 cm (fünf gerade Keimlinge). Von da an nach beiden Seiten ausnahmslose Reaktion.
7. $^1/_4$-Scheibe; Interm.-Per. 45 Min.; Rauchglasscheibe III. Anges. 6^{30} N.; am nächsten Tage 9^{15} V: von 64,5 cm alle nach links, von 70 cm alle nach rechts gekrümmt, dazwischen ungewisse Zone.

Eine noch langsamere Rotation erlaubte uns die bis dahin benutzte Versuchsanordnung nicht, und wir konnten damit die Geschwindigkeitsgrenze des Talbotschen Gesetzes bei schwacher Beleuchtung nicht bestimmen. Wir hätten das mit anderer Methodik wohl tun können, hätten nicht äußere Umstände den Abschluß der Untersuchung veranlaßt, und so haben wir denn auch für die Lichtintensitäten, die zwischen den genannten liegen, den Gültigkeitsbereich des Talbotschen Gesetzes nicht bestimmt. Aber diese Versuche würden nur Einzelresultate ergeben können, die Hauptsache steht durch die mitgeteilten Experimente fest, daß nämlich Talbots Gesetz bei schwacher Beleuchtung innerhalb bedeutend weiterer Grenzen gilt, als bei intensiver.

Über den Prozeß der Scheitelung.

Wir wollen, ehe wir zur theoretischen Analyse der gewonnenen Ergebnisse übergehen, noch einige Mitteilungen und Erwägungen anschließen, die sich auf die angewandte Methode beziehen, ohne unmittelbar zum eigentlichen Gegenstande unserer Untersuchung zu gehören.

In rein praktischer Beziehung ist zu beachten, daß wir von der Methode, deren Theorie kurz auseinandergesetzt wurde, nicht unbedingt in allen Fällen praktische Ergebnisse zu erwarten hatten. Ihre Anwendung setzt nämlich voraus, daß die Objekte empfindlich

genug sind, um eine kleine Differenz der Beleuchtungsintensität, die sich durch eine geringe Verschiebung in der Verbindungslinie der Lampen ergibt, zu empfinden und auf sie in ausgesprochener Weise zu reagieren. Daß vor allem *Brassica Napus* in besonders schöner Weise diesen Bedingungen genügt, ist oben auseinandergesetzt worden. Hier ist ein Abstand von 1—2 cm zwischen zwei Objekten vollständig genügend, um im gegebenen Falle das eine nach rechts und das andere nach links reagieren zu lassen. Wir können daraus entnehmen, daß die Unterschiedsschwelle, d. h. diejenige Differenz zwischen den von rechts und von links wirkenden Lichtintensitäten, die zur Erzeugung einer Reaktion notwendig ist, außerordentlich klein sein muß. Aus der Tatsache, daß eine Entfernung von 1 cm vom Indifferenzpunkte bei einem Abstand von 2 m von den Lampen genügt, entnehmen wir, daß in dem gegebenen Falle die Unterschiedsempfindlichkeit auf ungefähr 1 % zu bemessen ist, also auf keinen Fall kleiner ist, als beim menschlichen Auge.

Es drängt sich nun die Frage auf, ob für diese Unterschiedsempfindlichkeiten das Webersche Gesetz gilt. Das ist bezüglich des Heliotropismus einmal von Massart[1]) behauptet worden und zwar auf Grund von Versuchen, die mit unseren Kompensationsversuchen in der Anordnung Ähnlichkeit hatten. Die Objekte, Sporangienträger von *Phycomyces nitens*, wurden von zwei Seiten her mit Spiegeln beleuchtet, welche das Licht von ein- und derselben Lampe reflektierten; die Objekte standen an verschiedenen Punkten auf der Verbindungslinie der Spiegel. Beobachtet wurden die nach rechts und links gerichteten Reaktionen der Objekte. Im einzelnen erscheint aber Massarts Verfahren nicht einwandsfrei; er sagt nämlich, daß bei genügend langer Versuchsdauer stets sämtliche Objekte reagiert haben und es daher nicht möglich war, eine Unterschiedsschwelle zu bestimmen; es hatte eben, genau wie in unseren Versuchen, völlige Scheitelung stattgefunden. Daher beobachtete Massart den Punkt, bis zu welchem die Reaktion nach einer bestimmten Zeit, nämlich nach 4 Stunden, fortgeschritten war, wenn er die Spiegel in verschiedener Entfernung von der Lampe und von den Objekten aufstellte, und somit die Pflanze mit verschiedener Intensität beleuchtete. Er zieht aus seinen Resultaten den Schluß, daß bei verschiedener Lichtintensität zu dem von ihm gewählten Zeitpunkte die Reaktion bis zu derjenigen Stelle ge-

1) Massart, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 1888 (3. Ser., Bd. 16).

kommen sei, an der das Verhältnis der beiderseitigen Beleuchtungsintensitäten einem bestimmten Verhältnis entsprachen, daß also für die Perzeption des Lichtes bei heliotropischer Reizung das Webersche Gesetz anzunehmen sei.

Er ersetzt also die Bestimmung der Unterschiedsschwelle durch eine Reaktionszeitbestimmung in der stillschweigenden Voraussetzung, daß einer gleichen Reaktionszeit unter verschiedenen Außenbedingungen auch eine gleiche Erregungshöhe entspricht. Daß dieser Schluß nicht ohne weiteres zulässig ist, lehrt schon eine einfache Überlegung. Gerade bei *Phycomyces* ist die absolute Lichtintensität von bedeutendem Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit und muß schon hierdurch allein, ganz unabhängig von der heliotropischen Erregung auf die Reaktionszeit einwirken. Wir haben bei unsern Versuchen nicht speziell die Frage nach der Gültigkeit des Weberschen Gesetzes im Auge gehabt, konnten aber doch gelegentlich Beobachtungen machen, die in dies Gebiet fielen, die aber keineswegs dafür sprachen, daß diese Gesetzmäßigkeit für den heliotropischen Reizvorgang gültig ist. Bei unserer Versuchsanordnung, bei welcher Lampen eine konstante Aufstellung fanden, und die Objekte unter gleichen Intermittenzbedingungen auch bei verschiedenen absoluten Lichtintensitäten in gleicher Entfernung von den Lichtquellen zu stehen kamen, hätte man, die Gültigkeit des Weberschen Gesetzes vorausgesetzt, zu erwarten gehabt, daß die Abdämpfung der Lichtquellen ohne Einfluß auf die Reaktion bleiben sollte. Denn an jeder Stelle war das Verhältnis der beiderseitigen Lichtintensitäten konstant und unabhängig von den Veränderungen der absoluten Lichtstärke. Nun trat aber jenes Resultat durchaus nicht ein. Wurde das Licht gedämpft, so fand die Scheitelung bedeutend langsamer statt, als bei intensiver Beleuchtung. Die Objekte legten sich auch nicht horizontal in die Lichtrichtung, sondern nahmen Stellungen mit schwächerer Neigung ein, aus welchen sich erkennen ließ, daß der heliotropische Reiz nicht mehr imstande war den Geotropismus zu überwinden. Kurzum es zeigte sich, daß bei gleichem Verhältnis der von rechts und von links her wirkenden Lichtintensitäten die absolute Lichtstärke keineswegs ohne Einfluß auf die heliotropische Reaktion war.

Es wurde aber nun speziell bei *Avena* und auch bei *Ipomoea* und *Helianthus* (vgl. die auf S. 154—156 mitgeteilten Versuche Nr. 9, 12, 33 u. 36) eine Beobachtung gemacht, die auf die Schwierigkeiten hindeutete, die der Prüfung des Weberschen Gesetzes mit der be-

schriebenen Methode im Wege steht. Wir dürfen nicht vergessen, daß das Webersche Gesetz etwas über die Stärke der Empfindung, d. h. über die Erregung, welche der äußere Reiz in der Pflanze hervorbringt, aussagt, und daß wir die Reaktion nur dann zu seiner Prüfung verwenden können, wenn wir genau wissen, daß sie ein treues Abbild der Erregungsvorgänge ist. Die im folgenden beschriebene Erscheinung zeigt, mit welcher Vorsicht man dabei zu verfahren hat. Wir sprachen schon oben davon, daß die Scheitelung bei *Avena* nicht immer vollständig ausfiel, sondern daß hier eine Anzahl in der Mitte stehender Objekte ungekrümmt blieb. War das Material aber sehr empfindlich, so trat unter Umständen anfangs eine Scheitelung bis zur Mitte ein, worauf dann die dem Indifferenzpunkt am nächsten stehenden Objekte sich wieder streckten, um weiterhin in dieser Lage zu verharren. Die am schwächsten gereizten Pflanzen reagierten zunächst heliotropisch, ließen aber dann die Reaktion zurückgehen. Dieser Vorgang kann auf zwei Umständen beruhen. Einmal darauf, daß die Erregung bei längerer Dauer des Reizes nach Erreichung eines Maximums wieder abnimmt, daß also hier eine Erscheinung auftritt, die wir in der Sinnesphysiologie als Ermüdung zu bezeichnen pflegen; oder aber sie konnte dadurch veranlaßt sein, daß die Reaktionen, die eine Krümmung auszugleichen streben, erst nach einiger Zeit mit voller Stärke einsetzten und deshalb mit der Zeit ein Krümmungsbestreben überwinden, welches anfangs durch einen sehr schwachen heliotropischen Reiz induziert wurde. Diese Frage war nicht schwer zu entscheiden. Es war nur notwendig, die Objekte, die reagiert und sich wieder gestreckt hatten, um ihre Achse zu drehen, so daß sie das Licht in dem gleichen Intensitätsverhältnis, aber in entgegengesetzter Richtung wie früher empfingen. Wäre die Erregbarkeit infolge längerer Dauer des Reizes herabgesetzt gewesen, so hätten sie nicht reagieren dürfen, weil sie ja den Reiz wiederum in derselben Stärke empfingen wie früher. Die Reaktion trat aber nach einer solchen Umkehrung stets ein, so daß wir uns bei der Deutung der Erscheinung für die zweite der oben erwähnten Alternativen zu entscheiden haben. Diese Erscheinung, die nicht immer mit Sicherheit, und nur an sehr gutem empfindlichen Material und unter günstigen Feuchtigkeitsbedingungen zu reproduzieren war, steht mit dem eigentlichen Thema nicht in direktem Zusammenhang, und sei deshalb hier nur beiläufig erwähnt; sie zeigt aber deutlich, auf was für Schwierigkeiten man stößt, wenn man aus der Reaktion Schlüsse auf Erregungen ziehen will, die durch Reize nahe an der Schwelle hervorgerufen werden.

Zur Theorie der Summationswirkungen.

Gehen wir dazu über, die Theorie der von uns experimentell behandelten Erscheinungen zu besprechen, so haben wir uns vor Augen zu führen, unter welchen Bedingungen eine Summation intermittierend aufeinander folgender Reize eintreten kann, und was die Ursache dieser Erscheinung ist. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß wir hierfür die Grundbedingung aufzustellen haben, daß im Moment des Eintrittes der zweiten Reizung die Folgen der ersten noch nicht verschwunden sind usf. Nur dann kann es zu einer Summierung der Effekte zeitlich unterbrochener Reizanstöße kommen. Diese Folgen können äußerlich sichtbar sein, wie z. B. in dem Fall, in dem ein Stengel mit langen Intermittenzperioden heliotropisch gereizt wird. Hier ist die Nachwirkung jedes einzelnen Reizes an den Bewegungserscheinungen zu erkennen; folgen dagegen die einzelnen Beleuchtungsperioden schneller aufeinander, so kann die äußere Reaktion einheitlich vonstatten gehen, aber im Innern der Pflanze muß sich in irgend welcher Weise ein ähnlich oszillierender Vorgang abspielen.

Wir sehen also, daß die Erscheinungen der Reizsummation auf das engste mit denjenigen der Nachwirkung verknüpft sind, und wir müssen notwendig beide Gruppen von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus betrachten. Das Wesen der Nachwirkung besteht bekanntlich darin, daß nach dem Aufhören des Reizes der Reizzustand noch andauert, wodurch bewirkt werden kann, daß anfangs die Bewegung noch in der alten Richtung weitergeht. Aber jede Nachwirkung bei Bewegungserscheinungen ist zeitlich begrenzt, die Reaktion kommt zum Stillstand und wird dann rückgängig gemacht, bis der alte Zustand wieder erreicht ist. Das geschieht bekanntlich automatisch, d. h. ohne daß ein äußerer Reiz in einer dem früheren entgegengesetzten Sinne zu wirken brauchte. Dies ist der am längsten in der Pflanzenphysiologie bekannte Fall einer Gegenreaktion, d. h. eines selbstregulatorischen Vorganges, der nach Aufhören des Reizes den alten Zustand wieder herzustellen sucht. Man sieht ohne weiteres ein, daß die Nachwirkung der heliotropischen Reize im umgekehrten Verhältnis zu dieser Gegenreaktion steht; denn diese ist es, welche die anfangs in der früheren Richtung weiter fortschreitende Bewegung zum Stillstand bringt und sie schließlich durch eine entgegengesetzte ersetzt. Es ergibt sich daraus, daß auch die Erscheinungen der Gegenreaktion für unsere Erörterungen

über die Reizsummation von Wichtigkeit sind, und wir müssen daher auf sie näher eingehen.

Der Begriff der Gegenreaktion als eines physiologischen Vorganges, der jeder Veränderung eines Normalzustandes entgegenarbeitet, ist im allgemeinen Sinne zuerst von Pfeffer in die Biologie eingeführt worden und zwar als ein selbstverständliches Postulat, welches überall da erfüllt sein muß, wo gleichmäßige Zustände bestehen trotz des Vorhandenseins von Störungen, welche bestrebt sind, Änderungen dieses Zustandes herbeizuführen. Reize sind derartige Störungen. Und wenn nach dem Aufhören der Reizung der normale Zustand wieder hergestellt werden soll, so ist es notwendig, daß aktive Kräfte auf diese Wiederherstellung hinarbeiten. Erscheint dieses allgemeine Prinzip als ein durchaus notwendiges Erfordernis für alles normale physiologische Geschehen, so ist doch damit nicht gesagt, daß wir wissen, wie weit für jeden einzelnen Vorgang solche Reaktionen existieren und was ihr eigentliches Wesen ist. Diese Fragen sind bisher im ganzen wenig diskutiert und bearbeitet worden, und wir wissen darüber bei weitem nicht so viel, als mit unseren heutigen experimentellen Hilfsmitteln möglich wäre. Es ist nicht unsere Aufgabe, diese Diskussion bis ins einzelne durchzuführen; allgemeine Grundlinien müssen uns genügen, und uns an denjenigen Punkt führen, der für unsere speziellen Betrachtungen über das Talbotsche Gesetz von Wichtigkeit ist.

Zunächst haben wir die Frage zu erheben, ob überhaupt jede Reizreaktion Gegenreaktionen auslöst. Positiv wissen wir dies von einer Reihe von Bewegungserscheinungen: von tropistischen Krümmungen, die mit Hilfe autotropischer Bewegungen ausgeglichen werden, und von Variationsreaktionen, die nach dem Aufhören des Reizes zurückgehen. In beiden Fällen findet der Ausgleich mit denselben mechanischen Mitteln statt, welche die Reaktion herbeigeführt haben, d. h. mit Wachstumsregulationen im einen Falle, mit regulatorischen Turgoränderungen im andern. Daraus dürfen wir aber nicht auf eine Allgemeinheit dieses Verhaltens schließen. Es steht vielmehr den Bewegungserscheinungen eine andere Gruppe von Phänomenen gegenüber, nämlich die Entwicklungsvorgänge, in denen wir von Gegenreaktionen nichts wahrnehmen. Man kann den gesamten Entwicklungsprozeß als eine Kette von Reaktionen auf äußere und auf innere Reize bezeichnen, aber diese Reaktionen unterscheiden sich sehr wesentlich von den Bewegungsreaktionen: sie werden nach dem Aufhören der auslösenden Ursache nicht

rückgängig gemacht. Man darf höchstwahrscheinlich dieses Fortbestehen der durch Entwicklungsreize geschaffenen Zustände nicht dahin auffassen, daß es durch eine künstliche Fixierung der Reizreaktionen bedingt sei, daß also etwa eine Zellteilung nur deshalb nach dem Aufhören des sie bedingenden Reizes nicht rückgängig gemacht wird, weil die neugebildete Zellwand ein mechanisches Hindernis dafür darstellt. Der Unterschied zwischen Bewegungs- und Entwicklungsphänomenen ist vielmehr darin begründet, daß jede Bewegung die Pflanze aus ihrer stabilen Gleichgewichtslage hinausführt, in die sie nach Aufhören der auslösenden Ursachen wieder zurückkehrt, während bei der Entwicklung der Organismus progressiv aus einer Gleichgewichtslage in die andere übergeht. Die Bewegungsphänomene schaffen vorübergehende Zustände, die nur so lange andauern sollen, als die auslösende Ursache besteht, die Entwicklungsvorgänge schaffen Zustände von mehr oder weniger langer Dauer, auf die sich dann neues anschließend aufbauen soll. Wir dürfen uns daher nicht wundern, wenn Gegenreaktionen da wegfallen, wo Bestehendes geschaffen wird; das steht vielmehr in völligem Einklang mit dem oben ausgesprochenen Satz, daß Gegenreaktionen überall da zu suchen sind, wo ein dauerndes stabiles Gleichgewicht besteht.

Doch diese Erörterungen über die Entwicklungserscheinungen nur nebenbei; sie ließen sich weit ausdehnen, würden uns aber vom eigentlichen Thema abführen. Aber so weit sind sie für uns von Interesse, als sie uns zeigen, daß wir, wenn wir auch das Gesetz von Reaktion und Gegenreaktion in weitem Umfange auch in physiologischem, nicht nur in rein mechanischem Sinn auf das organische Leben übertragen dürfen, wir uns doch in jedem einzelnen Fall zu fragen haben, inwieweit es da Anwendung findet. Sehen wir z. B. den Effekt eines heliotropischen Reizes durch die autotropische Bewegung zurückgehen, so ist damit nicht gesagt, daß damit auch alle Folgen und Spuren der Belichtung ausgelöscht sind; a priori ist es wohl möglich, daß eine kleine Veränderung in bestimmter Richtung nach jeder einzelnen Reizung zurückbleibt, und das können wir uns ohne weiteres klarmachen, wenn wir uns die Folgen eines Sinneseindruckes in unserem eigenen Bewußtsein vor Augen führen: vergeht der Reiz, dann vergeht mit ihm auch der Sinneseindruck, d. h. es werden alle Veränderungen, die jener im Sinnesorgan, in den Leitungsbahnen, im Sehzentrum hervorgebracht hatte, rückgängig gemacht; aber die Erinnerung an den Lichteindruck bleibt, d. h.

irgendwo in der Hirnrinde sind durch den Sinneseindruck direkt oder indirekt Veränderungen herbeigeführt worden, die trotz Aufhörens der auslösenden Ursache bestehen bleiben.

In genau der gleichen Weise müssen wir mit der Möglichkeit rechnen, daß jede abgelaufene Reizreaktion eine Spur in der Pflanze zurückläßt, und vielleicht könnten wir sie in Veränderungen der Zeitkonstanten bei wiederholter Reizung wiederfinden, hätten wir nur ein Objekt, das sich lange genug in dieser Weise behandeln ließe, ohne sich mit der Zeit von selbst durch fortschreitende Entwicklung zu verändern. Bisher kennen wir jedoch keine Tatsachen, die in diesem Sinne sprächen.

Wir haben uns nun noch eine andere Frage vorzulegen. Es wurden bis jetzt nur diejenigen Gegenreaktionen in Betracht gezogen, die nach Aufhören der Reizung die Pflanze in den Normalzustand zurückbringen. Wirken nun diese Gegenreaktionen erst in dem Augenblick, in dem der Reiz erlischt oder sind sie die ganze Zeit über schon in der gleichen Weise tätig gewesen, während deren die Reaktionsbewegung vor sich ging, und wie stark wirkten sie? Das ist eine Frage, die sich gleichfalls nicht generell beantworten läßt. Man kann wohl im allgemeinen sagen, daß bei jeder Reizreaktion ein Widerstand des Organismus überwunden wird. Dieser Widerstand muß stets berücksichtigt werden, und daß sich dabei namentlich bei komplizierten Bewegungserscheinungen Gesichtspunkte von großer Wichtigkeit ergeben, leuchtet ein. Es ist z. B. bei der Darstellung der Bewegungen von Blättern zur Erreichung ihrer fixen Lage früher vielfach außer acht gelassen worden, daß diese Blätter beim Ausfall aller richtenden Reize eine bestimmte Eigenstellung einnehmen, die von ihrer normalen Lage sehr stark abweicht[1]). In diesem Sinne hat jedes Organ eine Tendenz zu einer bestimmten Lage, die durch Schwerkraft und Licht überwunden werden muß, und so ergibt sich denn hier eine Quelle von Gegenreaktionen, die ständig während der Bewegungen tätig sind.

Es ist aber damit nicht gesagt, daß die autotropischen Regulationen während der Dauer des Reizes ebenso stark wirken, wie nach dessen Erlöschen. Wir haben sie ja offenbar als Reizreaktionen aufzufassen, die durch die Störung des ursprünglichen Gleichgewichtes ausgelöst werden und auf dessen Widerherstellung hinzielen. Wie jede Reizreaktion sind sie aber jener Veränderungen

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II (2. Aufl.), S. 686 ff.

durch die Außenbedingungen fähig, die wir als Stimmungswechsel bezeichnen. Ebenso wie unter Umständen eine geotropische Bewegung in Stärke und Richtung durch das Licht beeinflußt werden kann, ebenso kann das mit den autotropischen Erscheinungen der Fall sein, und es ist von vornherein sehr wohl möglich, daß die Gegenreaktionen gegen die heliotropischen Reizeffekte in dieser Weise indirekt durch den Lichtreiz beeinflußt werden und demgemäß während dessen Dauer anders verlaufen als nach seinem Erlöschen.

Wir werden später sehen, daß wir für konkrete Fälle Material zur Erörterung dieser Frage besitzen; aber wie im einzelnen diese Dinge auch liegen mögen, jedenfalls haben wir mit dem sofortigen Einsetzen der Gegenreaktion zu rechnen, sobald die Erregung, die sie auslöst, beginnt. Da wir sie als eine Reizerscheinung aufzufassen haben, für die die auslösende Ursache in der Erregung liegt, und die auf Beseitigung der Erregung hinarbeitet, so gilt für sie dasselbe, wie für jede andere Reizwirkung bezüglich der Abhängigkeit ihrer Intensität und Geschwindigkeit von der Intensität der auslösenden Ursache. Es sind hier innerhalb der weitesten Grenzen verschiedene Möglichkeiten gegeben. Im allgemeinen haben wir mit einem Ansteigen der beiden Größen in gleichem Sinne zu rechnen, doch ist natürlich ein Intensitäts- und Geschwindigkeitsmaximum der Gegenreaktion denkbar, jenseits dessen eine gesteigerte Erregung keine Erhöhung mehr ausübt. Nehmen wir den normalen Fall an, daß mit wachsender Erregung auch die Geschwindigkeit der Gegenreaktion zunimmt, so würden wir, wenn die Erregung mit anhaltendem Reize steigt, auch eine ständig steigende Geschwindigkeit der Gegenreaktion zu erwarten haben, und auf diese Weise würde schließlich die Geschwindigkeit dieses Effektes so weit zunehmen, daß eine Steigerung der Erregung dadurch in Wegfall käme: dann nämlich, wenn der durch die Reizung bewirkte Erregungszuwachs in der Zeiteinheit gleich ist der durch die Gegenreaktion bewirkten Erregungsabnahme. Es muß sich also unter den beschriebenen Bedingungen ein Gleichgewichtszustand herstellen zwischen der erregungssteigernden Wirkung des andauernden Reizes und der dämpfenden Wirkung der Gegenreaktion.

Die heliotropische Reizung ist nun in der Tat ein Effekt, der die angedeuteten Verhältnisse aufweist: die Erregung, die bei einer gewissen Dauer des Reizes erreicht wird, steigt mit der Zeit an bis zu einer Höhe, die für jede Lichtintensität bei einem bestimmten

Objekt einen bestimmten Wert hat. Mit steigender Lichtintensität können wir diesen Wert steigern. Eine längere Einwirkung des Reizes über eine bestimmte Zeit hinaus kann jedoch eine weitere Zunahme nicht herbeiführen. Das sehen wir am besten, wenn wir Pflanzen in vertikaler Stellung seitlich beleuchten und die Grenzlagen beobachten, die sie bei schwachem Lichte einnehmen. Der gleichzeitig wirkende Geotropismus hindert eine Einstellung der Objekte in die heliotropische Gleichgewichtslage und bedingt die Einnahme einer Mittelstellung in einem bestimmten Winkel, dessen Größe von dem Intensitätsverhältnis der heliotropischen und der geotropischen Erregung abhängig ist. Nun kann nach Einnahme der Gleichgewichtslage wohl eine Steigerung der Lichtstärke eine Änderung jenes Winkels herbeiführen, nicht aber eine verlängerte Reizungsdauer. Daraus geht hervor, daß die heliotropischen Erregungsvorgänge mit andauerndem Reize nicht unbegrenzt wachsen, sondern daß schließlich eine Gleichgewichtslage eintritt, und dies setzt eben voraus, daß in dieser Lage dem konstant fortwirkenden Reize eine ebenso konstant entgegenarbeitende Gegenkraft gegenübersteht.

Diese Überlegungen führen uns zu dem Schlusse, daß während der heliotropischen Reaktionen dauernd Gegenkräfte wirksam sind, die auf die Herstellung des normalen Zustandes hinwirken, und deren Intensität mit steigender Erregung wächst. Diese müssen auf allen Stufen der Reizkette wirksam sein, denn wenn sie nur auf einer einzigen in Wegfall kämen, dann müßte eben an dieser mit dauernder Reizung ein ständiges Wachsen der Erregung bis zum Erreichen des Maximums eintreten, und es wäre somit die Erreichung einer mit der Zeit unveränderlichen besonderen Erregungshöhe für jede Reizintensität unmöglich.

Insgesamt haben wir uns also den heliotropischen Reizvorgang als eine Kette von Erregungserscheinungen zu denken, von denen jede den Reiz für die folgende darstellt. Die letzten Glieder dieser Kette pflegen wir als Reaktion zu bezeichnen; wir dürfen dabei aber nicht vergessen, daß diese Hervorhebung nur eine künstliche ist, denn jene Glieder sind nur dadurch ausgezeichnet, daß sie für uns als Bewegungen oder in anderer Weise erkenntlich werden. Sonst haben sie vor den übrigen Erregungserscheinungen der Reizkette nichts voraus. Auch die Leitungsvorgänge dürften, soweit sie sich im lebenden Plasma selbst vollziehen, nichts anderes sein als Erregungserscheinungen, die sich von Plasmateilchen zu Plasmateilchen

in bestimmter Richtung fortpflanzen; nur die räumliche Anordnung der zeitlich aufeinander folgenden Prozesse ist hier das besondere, das zu dem Erfolg der lokalen Reiztransmission führt. Damit ist aber die Reizkette noch nicht charakterisiert: jedes einzelne ihrer Glieder löst nicht nur das folgende aus, das zur sichtbaren Reaktion, dem Ende der Kette, führt, sondern noch ein zweites Glied, die Gegenreaktion, welche das Bestreben hat, den auslösenden Erregungsvorgang zu beseitigen. Über die Abhängigkeit der ausgelösten Prozesse in bezug auf Intensität und Geschwindigkeit gilt nach beiden Richtungen hin das oben Gesagte. Auch bei den aufeinander folgenden Erregungen in der Kette können die verschiedensten Abhängigkeitsverhältnisse zwischen jenen beiden Werten und der Größe der auslösenden Erregung stehen.

Wir werden sehen, daß wir diese etwas weiter ausgreifenden Erörterungen nötig haben für das Verständnis des Talbotschen Gesetzes. Wir kehren jetzt zu den Summationserscheinungen zurück und wollen nunmehr den einfachen Fall analysieren, in welchem ein Lichtreiz mit einer reizlosen Periode von gleicher Dauer abwechselt. Stellen wir uns zunächst diese Periodendauer verhältnismäßig lang vor und ziehen vorläufig nur das erste Glied der Reizkette in Betracht, das durch direkte Einwirkung des Lichtes auf das reizempfängliche Protoplasma ausgelöst wird, dann sehen wir zunächst während der ersten Reizperiode die Erregung bis zu einer bestimmten Höhe ansteigen und dann während der Dunkelperiode wieder vermöge der dann allein wirkenden Gegenreaktion abfallen. Ist diese Dunkelperiode nicht so lang, daß in ihr ein vollständiges Abklingen der Erregung stattfindet, so trifft dann der zweite Reiz noch einen Überrest des ersten Erregungszustandes an, und so wird nach dem Ende seiner Wirkung das Erregungsniveau etwas höher sein, als nach Abschluß der ersten Reizperiode. In der folgenden Dunkelperiode wird infolgedessen eine etwas kräftigere Gegenreaktion eintreten, als während der entsprechenden Phase der ersten Periode und so wird, nachdem die Summation der Erregungen sich eine Anzahl Male wiederholt hat, zuletzt ein stationärer Zustand geschaffen werden, der aber von dem bei konstantem Reiz eintretenden verschieden ist: er besteht nämlich darin, daß schließlich während jeder Dunkelperiode die Gegenreaktion das Erregungsniveau ebenso stark herabdrückt, als es während der Reizperiode gesteigert wird. Wir sehen also, daß zuletzt der Zickzackkurve des Reizes eine sinusartige Kurve des zunächst in der Pflanze

ausgelösten Erregungszustandes entspricht. Dieser Erregungszustand wirkt nun als auslösende Ursache, als Reiz für einen zweiten, der ihm in der Reizkette folgt, stellt aber keinen intermittierenden Reiz mehr vor, sondern nur einen Reiz von periodisch wechselnder Stärke, und hier wirkt nun die Trägheit der Nachwirkung in demselben Sinne ein, wie auf der ersten Stufe; sie bewirkt nämlich, daß die Unterschiede der Reizintensität in den verschiedenen Teilen einer Periode in der Erregungsintensität nicht mehr voll zum Ausdrucke gelangen. Es wird zwar auch noch bei der zweiten Erregungsstufe die Periode der ursprünglichen Intermittenz sichtbar sein, aber die relativen Unterschiede der Erregungshöhe in ihren verschiedenen Teilen werden immer kleiner, die Sinuskurve verflacht umso mehr, je weiter wir in der Reizkette von Glied zu Glied fortschreiten, und schließlich wird die Intermittenz gar nicht mehr zum Ausdrucke kommen, und zwar dann, wenn die durch sie bedingten Schwankungen der Erregungshöhe kleiner sind als die spontanen Oszillationen, die auch bei konstantem Reiz notwendigerweise immer auftreten.

Wie weit nun diese Verflachung der Intermittenzkurve im Verlaufe der Reizkette geht, hängt natürlich davon ab, in welchem Verhältnis die Periodendauer des intermittierenden Reizes zur Raschheit oder Trägheit der Reaktion steht. Denken wir wieder beispielsweise an den heliotropisch gereizten Sproß, den wir durch langsam wechselnde Licht- und Dunkel-Perioden in pendelnde Bewegungen versetzt haben. Je rascher wir die Lichtreize aufeinander folgen lassen, um so kleiner werden die oszillatorischen Ausschläge, um sich schließlich unserer Beobachtung völlig zu entziehen, weil ja jede heliotropische Bewegung auch bei konstantem Licht mit unregelmäßigen Schwingungen verbunden ist. Sind die Oszillationen in der äußeren Reaktion eben verschwunden, so bestehen sie zweifellos noch in den rascher erfolgenden inneren Erregungszuständen, und so haben wir uns hier zwischen dem intermittierenden Reiz und der scheinbar konstanten Reaktion alle möglichen Zwischenglieder zu denken, durch welche sich die Verflachung von der Zickzackkurve bis zur geraden Linie vollzieht. Ersetzen wir aber unser Objekt durch ein bedeutend rascher reagierendes, so wird uns an diesem bei gleicher Intermittenzperiode des Reizes noch die oszillatorische Natur der Bewegung entgegentreten.

Das ist im allgemeinen das Prinzip, nach dem die Summation bei derartigen Reizen, wie es der heliotropische ist, erfolgen muß, d. h. bei Reizen, bei welchen die Erregungsintensität mit der Inten-

sität des wirkenden Faktors bis zu einem bestimmten Gleichgewichtszustande wächst, bei welchen wir also anzunehmen haben, daß die Geschwindigkeit des Erregungszuwachses von der Reizintensität, die Geschwindigkeit der Gegenreaktion von der Erregungshöhe abhängt. Im einzelnen können aber die Vorgänge bei der Summation sehr verschieden ausfallen. Es ist nicht gesagt, daß stets die Verflachung der Intermittenzkurve allmählich erfolgt, sie kann unter Umständen vielmehr sehr plötzlich an einer Stelle der Reizkette eintreten. In dem von uns gewählten Schema folgt auf den intermittierenden Reiz ein Erregungszustand von wechselnder Stärke; auf diesen wieder ein ähnlicher, bei dem aber der Intensitätsunterschied in den verschiedenen Phasen nicht mehr so groß ist, und so fort, bis schließlich an einer Stelle der Reizkette alle Spuren der intermittierenden Wirkungen verschwunden sind. Wir fragen uns nun, unter welchen Umständen diese Wirkung nicht allmählich im Verlaufe der Reizkette verschwindet, sondern z. B. schon im ersten Glied bei der unmittelbar durch die Reizung veranlaßten Erregung ausgeglichen wird. Das wird offenbar dann der Fall sein, wenn die Schwankungen der Erregungsintensität während jeder Periode schon hier so gering werden, daß sie für das folgende Glied der Reizkette nicht merklich in Betracht kommen. Über die Größe dieser Schwankungen können wir uns nach dem unseren Betrachtungen zugrunde liegenden Schema sehr wohl ein Bild machen. Sie sind nämlich gerade so groß, wie der Zuwachs der Erregungsintensität, der während einer Reizphase stattfindet. Wir haben ja gesehen, daß ein stationärer Zustand bei intermittierender Reizung dann erreicht wird, wenn der Abfall der Erregungsintensität während der Dunkelperiode genau so groß ist wie ihre Zunahme während der Beleuchtung. Also ist diese Größe auch gleich dem Betrag der Oszillationen, welche die Erregungsintensität nach Erreichung des Gleichgewichtszustandes erfährt. Diese Oszillationen werden nun offenbar dann für den folgenden Erregungszustand als solche nicht zur Wirkung kommen, wenn ihre Amplitude klein ist gegenüber dem Niveau, um welches die Erregungshöhe oszilliert. Dafür ist wieder Voraussetzung, daß die Erregungshöhe erst nach einer größeren Anzahl von Reizperioden erreicht worden ist. Wäre dazu schon die Summation der Erregungssteigerung einiger weniger Perioden genügend, dann würde der Abfall, den die Erregungsintensität während der Dunkelphase erleidet, und der ja gleich ist der Zunahme während einer Reizperiode, wie klar ersichtlich ist, schon einen bedeutenden Bruchteil

der Erregungshöhe ausmachen. Je mehr Perioden aber nötig sind, um durch Summation der einzelnen Erregungszuwachse die Gesamthöhe des Errregungsniveaus zu erzeugen, um so geringer fällt diesem gegenüber die Oszillation ins Gewicht, weil ihre Amplitude eben dem Betrage eines einzelnen Zuwachses gleich ist. Dafür ist nun wieder, wie wir oben gesehen haben, Voraussetzung, daß die Gegenreaktion in den ersten Perioden im Vergleich zum Erregungszuwachs träge ist, und erst nach einer gewissen Zeit durch das Anwachsen der Erregung die nötige Geschwindigkeit erhält, um den Erregungszuwachs in einer jeden Reizphase zu kompensieren.

Diese Verhätnisse müssen notwendigerweise ihren Ausdruck in den quantitativen Gesetzmäßigkeiten der Summation finden. Wir haben offenbar eine durch einfache Gesetzmäßigkeiten auszudrückende Relation zwischen den Eigenschaften des intermittierenden Reizes und seinem quantitativen Wert, d. h. dem konstanten Reize, der ihm das Gleichgewicht hält, nur zu erwarten, wenn die Summation an einer bestimmten Stelle derartig erfolgt, daß für die folgenden Glieder der Reizkette schon ein konstanter Reiz vorliegt. Denn da für jeden Übergang in der Reizkette sicherlich andere Gesetzmäßigkeiten für die quantitativen Beziehungen zwischen Reizgröße und ausgelöster Erregung gelten, da anderseits, wie wir gesehen haben, an Stelle der zickzackförmigen Reizkurve die komplizierten sinusartigen Erregungskurven treten, dürfen wir bei einem so allmählichen Ausklingen der Intermittenz, wie wir es in dem zuerst dargelegten Schema annahmen, nicht auf einfache zahlenmäßige Beziehungen rechnen. Wohl aber kann das besonders dann der Fall sein, wenn die Periodendauer so bemessen ist, daß die Summation bereits im ersten Gliede stattfindet, daß also schon hier die Abnahme der Erregungsintensität während jeder einzelnen Dunkelphase klein ist im Verhältnis zur gesamten Erregungshöhe. Mit diesen theoretischen Deduktionen stimmen unsere Erfahrungen mit starken Lichtintensitäten wohl überein. Von einem gewissen Grade der Intermittenzgeschwindigkeit an gilt für den Wert der intermittierenden Reize jene einfache Beziehung, die wir als Talbotsches Gesetz kennen gelernt haben. Sinkt aber die Geschwindigkeit unter eine bestimmte Grenze, dann hört da die Gültigkeit des Talbotschen Gesetzes auf, und wir finden keine so einfachen Beziehungen zwischen den Eigenschaften des intermittierenden Reizes und seinem Werte wieder; es hat vielmehr für jede Periodendauer der intermittierende Reiz einen andern Wert und eine Intensitätsverschiebung hat ihrer-

seits wieder eine Annäherung an das Talbotsche Gesetz zur Folge. Es ist also die Annahme wahrscheinlich, daß bis zu jener Grenze die Summierung wesentlich am Anfange der Reizkette erfolgt, während bei abnehmender Geschwindigkeit die erste Erregung schon merklich oszilliert und auf die folgenden Stufen eine wellenförmige Erregungskurve überträgt.

Daß das Zustandekommen der Summation nach dem Talbotschen Gesetze in den allerersten Stufen der Reizkette erfolgt, darauf hat schon Helmholtz[1]) geschlossen und zwar auf Grund einer ganz andersartigen Überlegung. Er fragte sich nämlich, wieso es denn käme, daß wir im Talbotschen Gesetze eine Proportionalität zur Reizintensität finden, während doch zwischen dem Reiz und der schließlichen Erregungshöhe eine andere Beziehung, nämlich logarithmische des Weberschen Gesetzes besteht. Er sagt darüber: „Es liegt hierin kein Widerspruch, wie es wohl scheinen könnte, denn den Mangel an Proportionalität fanden wir zwischen der objektiven Lichtintensität und der fertig ausgebildeten Empfindung. Hier haben wir es dagegen nur zu tun mit der augenblicklichen primären Wirkung, die erst später in Empfindung übergehen wird, und es ist kein Hindernis anzunehmen, daß die vermutlich photochemische Wirkung in der Nervenmasse einem andern Gesetze der Größen folge als die sekundäre Wirkung der Empfindung."

Das würde ganz deutlich erklären, wieso wir im Summationsgesetz eine Proportionalität zur Lichtintensität finden; es liegt aber in dem Talbotschen Gesetz noch eine andere Schwierigkeit, die auf den ersten Blick etwas größer zu sein scheint: nämlich die Proportionalität des Wertes einer intermittierenden Reizung mit der Zeitdauer des Reizes innerhalb jeder einzelnen Periode. Das erscheint sehr auffallend, denn die schließliche Erregung wächst ja ebenso wenig proportional mit der Dauer der Reizung wie mit deren Intensität. Mit der Intensität nimmt sie in einem Verhältnis zu, welches sich dem logarithmischen nähert; mit der Zeit aber wächst sie nur anfangs, um schließlich, wie wir oben ausgeführt haben, stationär zu bleiben. Wie kommt es, daß nun trotzdem im Talbotschen Gesetz sich eine Proportionalität zur Reizdauer innerhalb einer jeder einzelnen Periode findet? Von Kries[2]), der die Helmholtzsche Erklärung des Talbotschen Gesetzes adoptiert, hat diese Schwierig-

1) Helmholtz, Physiologische Optik, II. Aufl. (1896), S. 490.

2) V. Kries in Nagels Handbuch der Physiologie, Bd. II (1905), S. 230 ff.

keit gesehen. Er sagt: „Das allerdings bedarf, wie schon oben erwähnt, einer Erklärung, daß überhaupt unter dem Einflusse konstanter Beleuchtung die Empfindung nicht ins Unbegrenzte wächst, sondern sich auf einen bestimmten von der Reizstärke abhängenden Wert einstellt; wie wir uns des genaueren das hierbei anzunehmende Gleichgewicht zu denken haben, ist vor der Hand nicht angebbar. Davon aber, daß überhaupt ein solches bei konstanter Belichtung sich herstellt, wird jede Erwägung über die Wirkung periodischer Reize als von einer gegebenen Tatsache ausgehen dürfen."

Wir haben in der allgemeinen Darstellung der Reizvorgänge uns Mühe gegeben, uns diese Tatsache klar zu machen. Wir haben versucht, die Erregungshöhe darzustellen als den Gleichgewichtspunkt, in welchem sich Zunahme der Erregungsintensität infolge andauernder Reizung und deren Abnahme infolge der unausgesetzt wirkenden Gegenreaktion das Gleichgewicht halten. Wir haben ferner versucht, uns den Umstand, daß die Erregungsintensität erst nach einiger Zeit zu wachsen aufhört, dadurch zu erklären, daß die Gegenreaktion erst mit steigender Erregung die zur Erhaltung des Gleichgewichts erforderliche Geschwindigkeit erreicht. Wir müssen nun sehen, wie weit wir imstande sind, mit Hilfe dieser Vorstellung uns auch das Talbotsche Gesetz klar zu machen.

Gehen wir zunächst von der Grundvorstellung aus, die Helmholtz annimmt, daß nämlich der primäre Erregungsvorgang den gewöhnlichen Gesetzen photochemischer Wirkungen folgt, wie wir sie von der photographischen Platte her kennen, daß also der Effekt proportional ist dem Produkt aus Intensität und Dauer der Belichtung. Nun wissen wir aus unseren Untersuchungen, daß wir auch beim heliotropischen Effekt unter bestimmten Bedingungen zwei Reize durcheinander ersetzen können, die diesem Gesetz nach äquivalent sind. Haben wir z. B. eine Pflanze durch den konstanten Reiz von der Intensität J gereizt und hat die Erregung nach einer bestimmten Zeit ihre Höhe erreicht, so wissen wir, daß eine Ersetzung des konstanten Reizes J durch einen intermittierenden Reiz $2J$, dem jedesmal eine gleichlange Dunkelphase folgt, an dieser Erregungshöhe eine nachweisbare Veränderung nicht herbeiführen wird. Solange der Reiz J wirkte, hielt sich die Erregungshöhe konstant, weil der Zuwachs in jedem Zeitdifferential gleich war der durch die Gegenreaktion bewirkte Abnahme. Setzt jetzt zum ersten Male der Reiz von der Stärke $2J$ ein, dann wird während dieser ersten

Beleuchtungsphase des intermittierenden Reizes die Erregungsintensität steigen müssen, weil die Gegenreaktion jetzt nicht mehr imstande ist, den mit erhöhter Geschwindigkeit erfolgenden Erregungszuwachs zu kompensieren, und in der Tat würde ja bei konstanter Dauer dieses Reizes ein höheres Erregungsniveau erreicht werden. Dieses Wachsen hört aber in dem Augenblicke auf, in dem die Dunkelphase der Reizperiode einsetzt. Von jetzt an ist die Gegenreaktion allein tätig, die nun während des Restes der Periode die Erregungshöhe herabdrückt bis zu dem Niveau, an welchem die Erregungssteigerung der nächsten Reizphase einsetzen wird. Es fragt sich nun, auf welches Niveau die Erregung dabei anlangen wird; dieses ist offenbar abhängig von dem Verhältnis, in dem Reizzuwachs und Erregungsabnahme während der gesamten Hell- und Dunkelperiode zueinander stehen. Die erstere Größe ist nun nach unserer Voraussetzung gleich dem Zuwachs, den die Erregung während einer konstanten Reizung J durch die ganze Periode hindurch erfahren hätte. Denn es soll ja gleichgültig sein, ob wir die ganze Zeit über mit der Intensität J oder die halbe Zeit mit der Intensität $2J$ reizen. Das schließlich erreichte Erregungsniveau hängt also davon ab, ob die Gegenreaktion bei der beschriebenen intermittierenden Reizung eine andere Intensität hat, als bei dem entsprechenden konstanten Reiz. Um uns darüber klar zu werden, betrachten wir die beiden Teile der intermittierenden Periode gesondert. Während der ersten, der Lichtphase, steigt, wie wir sahen, die Erregung über den früher erreichten konstanten Wert, also muß nach den unserer Betrachtung zugrunde liegenden Vorstellungen auch die Gegenreaktion intensiver verlaufen. Während der zweiten Phase findet nur die Gegenreaktion statt, anfangs auch von einem höheren Erregungsniveau aus, als bei der konstanten Reizung, also gleichfalls rascher, und kann erst dann langsamer werden, wenn mit sinkender Erregungshöhe die Erregungskurve der intermittierenden Reizung diejenige, die dem konstanten Reiz entspricht, geschnitten hat. So ist denn bei gleichem Erregungszuwachs in beiden Fällen die Erregungsabnahme im Falle der Intermittenz stärker, und es wird schließlich am Ende der Periode die Erregungshöhe auf einem niedrigeren Niveau sich befinden, als es bei konstanter Reizung der Fall gewesen war, und hier setzt nun die Wirkung der nächstfolgenden Periode ein. Während dieser ist nun der Erregungszuwachs der gleiche wie früher. Die Gegenreaktion aber ist geringer, weil sie insgesamt von einem niedrigeren Niveau aus erfolgt. Sie kann auch hier noch ein klein

wenig größer sein als der Reizzuwachs, und so das Erregungsniveau abermals um ein weniges senken; schließlich aber wird Gleichgewicht zwischen Zunahme und Abnahme der Erregung eintreten, und wir sind auch imstande, den Grenzwert anzugeben, unter den eine Senkung des gesamten Niveaus der Erregung nicht stattfinden kann. Denken wir uns nämlich, dieses läge so tief, daß während der Lichtphase die Erregungshöhe gerade dasjenige Niveau erreichen würde, welches konstant bei ununterbrochener Reizung mit der Intensität J eingehalten wird, so würde weiterhin während der Dunkelphase ein Abfall eintreten und also während der ganzen Zeit die Erregung sich unter dem bezeichneten Niveau des konstanten Reizes halten. Dementsprechend würde die Intensität der Gegenreaktion kleiner sein, als sie es bei der gleichwertigen konstanten Beleuchtung ist; bei der Gleichheit der Erregungszuwachse würde also am Ende der Periode das Erregungsniveau ein wenig erhöht worden sein und in der während eines Teiles darauffolgenden eine Steigerung über das konstante Niveau hinaus stattfinden. Hiermit kennen wir also die Grenzen, innerhalb deren sich der stationäre Zustand der intermittierenden Reizung hält: die obere ist gegeben durch den Fall, in dem die intermittierende Reizung bei dem Erregungsniveau der entsprechenden konstanten Reizung einsetzt; die untere durch den, in dem das Niveau um den Erregungszuwachs einer Reizperiode nach unten verschoben ist. Es würde also unter den bezeichneten Voraussetzungen eine Reizung von der Intensität $J/2$ mit eingeschalteten gleichlangen Dunkelperioden die Erregungshöhe oszillieren lassen um den Wert, den sie bei konstanter Reizung mit der Intensität J einnimmt und die Oszillation würde nicht größer sein, als dem Erregungszuwachs während der Lichtphase entspricht.

Wir haben uns hiermit ein Bild zu machen gesucht, auf welche Weise das Talbotsche Gesetz zustande kommen kann. Es ist jetzt unsere Aufgabe, das Bild, das wir bis jetzt synthetisch aufgebaut haben, zu analysieren, um genau festzustellen, was für hypothetische Elemente in ihm enthalten sind. Hypothetisch ist natürlich bis zu einem gewissen Grade die Gesamtvorstellung von den Reizerscheinungen, die unserer Betrachtung zugrunde liegt; von der Gegenreaktion, die mit steigender Erregung wächst, die bestrebt ist, den Organismus in den normalen Gleichgewichtszustand zurückzuführen, und es auf diese Weise bewirkt, daß der konstant wirkende Reiz eine anfangs raschere, dann langsamer steigende Erregungshöhe bewirkt, bis diese schließlich einen stationären Zustand erreicht.

Aber das ist eine von jenen Grundvorstellungen, mit denen wir operieren müssen, und die ja auch nicht absolut aus der Luft gegriffen sind, sondern aus dem uns derzeit bekannten Tatsachenmaterial sich zu ergeben scheinen.

Von speziellen Voraussetzungen ist aber zunächst zu erwähnen die Annahme über die quantitative Beziehung zwischen dem Lichtreiz und der sog. primären Erregung. Wir haben vorausgesetzt, daß hier entsprechend den photochemischen Erscheinungen eine Proportionalität zwischen Effekt einerseits und dem Produkt aus Intensität und Wirkungsdauer anderseits besteht. Streng genommen geht aus den Tatsachen des Talbotschen Gesetzes das nicht hervor. Dieses besagt eigentlich nicht, daß der Effekt jenem Produkt proportional ist, sondern nur, daß er eine Funktion dieses Produktes ist. Das Gesetz würde ebenso gut gelten können, wenn er proportional wäre dem Logarithmus oder irgend einer trigonometrischen Funktion von $J \cdot T$. Es ist aber kaum nötig, darauf hinzuweisen, wie unwahrscheinlich eine solche Beziehung ist, und daß die natürlichste Annahme tatsächlich die von Helmholtz eingeführte Grundanschauung darstellt. Im übrigen aber würde an der ganzen Deduktion durch Einführung einer komplizierten Funktion nichts geändert werden, denn wir haben ihr ja lediglich das empirische Talbotsche Gesetz zugrunde gelegt, ohne eine bestimmte Annahme über das quantitative Verhältnis von Erregungshöhe zur Reizintensität und Wirkungsdauer zu machen.

Aber wir haben eine Voraussetzung von größerer Tragweite eingeführt, die wir hier etwas näher diskutieren müssen. Wir haben nämlich angenommen, daß die Gegenreaktion sowohl während der Lichtperiode als während der Dunkelperiode in quantitativ gleicher Weise erfolgt. Das ist von vornherein nicht ganz zulässig. Daß sie in beiden Perioden stattfindet, müssen wir ja annehmen. Für die Dunkelperiode lehrt uns dies die fundamentale Tatsache, daß die Erregung nach dem Aufhören des Reizes erlischt; für die Lichtperiode schließen wir darauf aus dem Umstande, daß bei konstanter Reizung die Erregung nicht ins Ungemessene wächst, sondern einen der Reizintensität entsprechenden konstanten Wert erreicht. Daß aber die Gegenreaktion in beiden Phasen der gleichen quantitativen Abhängigkeit von der Erregungsböhe unterliegt, ist nicht notwendig, denn wir fassen sie als einen Reizvorgang auf, der ja wie jeder andere in seinem Verlaufe nicht nur von der auslösenden Ursache abhängt, sondern auch von der Gesamtstimmung des Organismus.

Und nichts wäre von vornherein plausibler, als wenn der Wechsel zwischen Licht und Dunkelheit auf die heliotropische Gegenreaktion von Einfluß wäre. Wir könnten das vom teleologischen Standpunkte aus sehr wohl verstehen, denn es würde für die Pflanze gewiß nützlich sein, wenn nach dem Aufhören des heliotropischen Reizes die Erregung außerordentlich rasch verschwände, wenn also die Gegenreaktion hier mit großer Geschwindigkeit tätig wäre, während dagegen eine solche für die Entwicklung der Erregung bei andauernder Reizung nicht vorteilhaft sein würde. Wir könnten es demnach sehr wohl verstehen, wenn das Licht einen hemmenden und die Dunkelheit einen fördernden Einfluß auf die heliotropischen Gegenreaktionen hätte.

Damit wäre freilich unsere Darstellung der Vorgänge hinfällig; denn der Erregungsabfall während der Dunkelperioden wäre größer als wir annahmen, und damit die Summation dennoch nach Talbots Gesetz erfolgte, müßte der Erregungsanstieg während der Beleuchtungsperiode auch größer sein; die Erregungsintensität müßte also stärker als proportional mit der Reizintensität wachsen. Ist schon das nicht sehr wahrscheinlich, so liegt eine noch größere Unwahrscheinlichkeit in der Annahme, daß nun gerade eine Kompensation nach dem Talbotscheu Gesetze eintreten sollte. Gewiß wäre es ein circulus vitiosus, wollten wir nun auf diese Weise auf die absolute Richtigkeit unserer Deduktion schließen; unsere Darstellung soll ja aber nichts weiter sein, als der Versuch, sich von dem Zustandekommen des Talbotschen Gesetzes ein Bild zu machen unter Zugrundelegung möglichst einfacher Voraussetzungen und zwar solcher, die den Tatsachen nicht widersprechen. Da diese beiden Bedingungen erfüllt sind, glauben wir an der entwickelten Vorstellung festhalten zu dürfen, zumal ihr, wie wir späterhin zeigen werden, ein gewisser heuristischer Wert zukommt.

Es ist leicht zu erkennen, daß die zuletzt gekennzeichnete Voraussetzung es ist, welche die Schwierigkeit beseitigt, die auf den ersten Blick dem Verständnis des Talbotschen Gesetzes entgegensteht. Die Gegenreaktion muß von der Erregungshöhe abhängig sein, aber unabhängig von der Fortdauer oder dem Erlöschen der auslösenden Ursache. Unter diesen Umständen wird stets als Summationsgesetz das Gesetz der primären Erregungs auftreten, mag dieses im einzelnen beschaffen sein wie es will. Ersetzen wir den konstant wirkenden Reiz durch einen periodisch intermittierenden, der so beschaffen ist, daß er nach jenem Gesetz dem konstanten Reiz entspricht,

dann bleibt der Erregungszustand im Durchschnittswert der gleiche, und die Gegenreaktion bewirkt in der oben näher geschilderten Weise ein Oszillieren um das Erregungsniveau des konstanten Reizes. Das trifft auch für das physikalische Beispiel zu, welches Helmholtz anläßlich seiner Betrachtungen über das Talbotsche Gesetz anführt, nämlich den Multiplikator, durch welchen rasch intermittierende Ströme gesandt werden. Hier wird die Nadel eine konstante Ablenkung erfahren, die der während der Zeiteinheit durchgehenden Elektrizitätsmenge entspricht. Als Gegenreaktion ist die in ihrer Intensität nur von der Ablenkung abhängige Kraft des Erdmagnetismus tätig. Würden wir z. B. eine Wage in rascher Intermittenz mit wechselnden Gewichten belasten, dann würden wir in der Ablenkung als Summationsgesetz für die intermittierenden Wirkungen das logarithmische Gesetz finden, denn ebenso wie bei den dem Weberschen gehorchenden Reizerscheinungen ist hier der Ausschlag proportional dem Logarithmus der wirkenden Kraft. Damit ist also im allgemeinen skizziert, unter welchen Umständen wir für die Summation rasch intermittierender Reize das Talbotsche Gesetz oder ähnliche einfache Zahlenbeziehungen finden werden.

Wir sagten oben, daß unsere Deduktionen in heuristischer Beziehung nicht ganz wertlos sind. Es handelt sich dabei um den Begriff der Erregungshöhe. Das ist eine Größe, über die wir bei einfacher Betrachtung der heliotropischen Erscheinungen keinen Aufschluß bekommen. Tritt die Reaktion ein, so zeigt sich daran, daß die Erregung in der gesamten Reizkette so stark gewachsen ist, daß es zu einer sichtbaren Äußerung kommen kann. Wir können aber keineswegs daraus entnehmen, daß an irgend einem Punkte der Reizkette damit das Maximum der durch den betreffenden Reiz auslösbaren Erregung eingetreten sei, und vor allem können wir nicht wissen, wie lange diese noch anzusteigen vermag, wenn wir die Ausführung der Reaktion hemmen, sei es durch mechanische Mittel, sei es durch Applikation eines kompensierenden Reizes. Mit diesen Dingen steht es anders in der menschlichen Sinnesphysiologie. Hier können wir die Erregungshöhe durch subjektive Beobachtung feststellen, und in der Tat zeigt sich dabei, daß, wenn z. B. ein Lichteindruck das Auge trifft, die Erregung des Zentrums nicht sofort auf seinen Maximalwert gelangt, sondern daß während einer meßbaren Zeit der Sinneseindruck zunimmt, um sein Maximum zu erreichen und dann infolge der Ermüdung des Sinnesorgans langsam abzunehmen. Wir dürfen aber dabei nicht vergessen, daß

es sich hier auch nur um einen bestimmten Teil der Reizkette handelt, eben um denjenigen, der der subjektiven Untersuchung zugänglich ist, daß aber die Erregungshöhe im peripheren Sinnesorgan bereits früher erreicht sein kann.

Wir entnehmen aus dieser Überlegung, daß der Begriff der Erregungshöhe für den heliotropischen Reiz kein einheitlicher ist, sondern daß jedes Glied der Reizkette, wie wir sie oben dargestellt haben, seine besondere Erregungshöhe haben kann. Sie kann in den peripheren Gliedern früher eintreten als in den späteren, aber natürlich nicht umgekehrt, weil ja erfahrungsgemäß mit der Steigerung der Reizintensität und somit der peripheren Erregungsvorgänge auch die Erregungshöhe der weiteren Kettenglieder zunimmt. Nun haben wir, ganz abgesehen von allen speziellen Vorstellungen, zweifellos mit einem Zusammenhange zwischen Erregungshöhe und Summation intermittierender Reize zu rechnen. Der Einfluß, den das Verhältnis zwischen der Abnahme der Erregung während der Dunkelperiode zu deren gesamtem Niveau auf die Art der Summation hat, ist ja nach dem oben Gesagten klar einzusehen, und es wurde ja schon betont, daß die Tatsachen hier mit der Theorie gut übereinstimmen. Wir sahen ja, daß bei einer gewissen unteren Geschwindigkeitsgrenze der Intermittenz das Talbotsche Gesetz zu wirken aufhört, und dafür ist wohl die natürliche Erklärung, daß von dieser Grenze an diejenige Stelle der Reizkette, an der bei rascherer Intermittenz die aufeinander folgenden Reize zu einem annähernd konstanten Impuls summiert wurden, nun auch in der beschriebenen Weise wellenförmig oszillierende Erregungen aufweist, und daß bei der Fortpflanzung der Erregung auf das nächste Glied der Reizkette sich andere quantitative Gesetze über das Verhältnis von Reizintensität zur Erregungsintensität geltend zu machen beginnen. Nehmen wir an, daß bei der Erzeugung der zweiten Erregung durch die erste, wellenförmig oszillierende die Wirkung nicht mehr proportional der Intensität steigt, sondern, wie wir es im allgemeinen gewöhnt sind, in einem langsamer wachsenden Verhältnis, so ist die weniger intensive Wirkung dieser langsamer intermittierenden Reize damit erklärt. Auch hier wird die Höhe der Erregung 1 um den Wert oszillieren, der dem Talbotschen Gesetz entspricht, aber die Amplitude ist so groß, daß die Oszillation nicht ohne Einfluß auf die Erregung 2 bleibt. Steigt diese Erregung nur langsam mit der Intensität des sie auslösenden Reizes, so muß bei Ersatz des konstanten Reizes durch einen nach dem Talbot-

schen Gesetz intermittierenden das Niveau dieser Erregung sinken, weil die Steigerung mit wachsender Erregung 1 während der Beleuchtungsphase nicht genügen wird, um den Ausfall, der durch ihr Sinken während der Verdunkelung veranlaßt wird, zu decken. Es geht daraus hervor, daß wir der Größen-Ordnung nach aus der Geschwindigkeitsgrenze für das Talbotsche Gesetz einen Rückschluß ziehen können auf den Zeitpunkt der Erreichung der Erregungshöhe an der Stelle, an der die Summation nach diesem Gesetze stattfindet. Die Abweichungen werden merklich werden, wenn die Oszillationen einen verhältnismäßig großen Teil der gesamten Erregungshöhe ausmachen, und das ist dann, wie oben (S. 175) gezeigt wurde, der Fall, wenn das Maximum der Erregung bereits nach wenigen Reizperioden erreicht wird. Veranschlagen wir die Genauigkeitsgrenze unserer Messungen auf ca. 5 %, so ist klar, daß eine Verringerung der gesamten Erregungshöhe um ein Zwanzigstel gerade an der Grenze der Meßbarkeit stehen würde. Nun wird aber die Abweichung vom Talbotschen Gesetz sich noch keineswegs bemerklich machen, wenn die Oszillation der primären Erregung ein Zwanzigstel ihrer Höhe beträgt. Denn es ist zu bedenken, daß auch, wenn während jeder Dunkelperiode die Erregung um einen gewissen Bruchteil des Gesamtniveaus fällt, sie während der darauf folgenden Lichtperiode doch entsprechend über das Mittelniveau ansteigt, und ein Ausfall in der Erregungshöhe der gesamten Kette, wie eben dargelegt, bloß dann bemerklich sein wird, wenn bei der relativ geringeren Wirksamkeit die stärkeren Reize nicht mehr imstande sind, einen Ausfall infolge der geringen Erregungshöhe während der Dunkelperiode zu decken. Es werden also diese ganzen Verhältnisse natürlich davon abhängig sein, in welchem Maße an der entscheidenden Stelle der Kette die Beziehungen zwischen Reizintensität und Erregungsintensität vom einfachen Proportionalitätsgesetz abweichen. Wir können daher nichts Genaueres darüber aussagen, aber jedenfalls werden die Verhältnisse so liegen, daß schon dann, wenn die Zeit bis zur Erreichung der Erregungshöhe nur ein Mehrfaches von der Periodendauer beträgt, die Abweichungen vom Talbotschen Gesetz unmerklich werden.

Die Verhältnisse werden besonders interessant, wenn wir jetzt nicht allein die intensiv intermittierenden Reize berücksichtigen, sondern auch diejenigen von schwacher Stärke. Bei diesen, so sahen wir, ist der Gültigkeitsbereich des Talbotschen Gesetzes ein viel weiterer. Die Periodendauer kann eine viel größere sein, ohne

daß wir Abweichungen zu konstatieren imstande sind. Daraus geht hervor, daß hier gegenüber den starken Reizen im heliotropischen Erregungsvorgang eine außerordentlich starke Differenz in irgend einem Zeitfaktor vorhanden sein muß. Das ist durchaus nicht selbstverständlich. Wir haben gesehen, daß die zeitlichen Differenzen in den motorischen Vorgängen keineswegs sehr groß sind; und daß sie überhaupt existieren, beweist noch nicht einen Unterschied im zeitlichen Verlauf der primären Erregungsvorgänge. Das können wir uns an einem physikalischen Beispiel klar machen. Denken wir an ein Pendel, das wir in schwingende Bewegung versetzen, so wissen wir, daß es diese stets in der gleichen Zeit ausführen wird, gleichgültig, ob wir ihm durch einen schwachen Antrieb eine geringe oder durch einen starken eine große Bewegungsamplitude erteilen. Denken wir uns nun, daß durch die Bewegung des Pendels sekundär andere Vorgänge ausgelöst werden, so könnten diese in ihrem zeitlichen Verlaufe außerordentlich stark von der Schwingungsamplitude und der lebendigen Kraft des Pendels abhängen, es könnten also im weiteren Verlaufe der durch den ersten Anstoß ausgelösten Kette zeitliche Unterschiede auftreten, die in der ersten Phase, der Pendelschwingung, nicht vorhanden waren. Ebenso könnte es sehr wohl mit den heliotropischen Reizen sein. Der etwas langsamere Verlauf der Reaktion bei etwas schwächerer Reizung könnte einfach darauf beruhen, daß die ersten Erregungsvorgänge eine geringere Höhe erreichen als bei größerer Lichtintensität, daß aber in beiden Fällen die der Reizintensität entsprechende Erregungshöhe zu gleicher Zeit erreicht wird. Nun lehren uns unsere Versuche in aller Klarheit, daß schon an derjenigen Stelle, an der die Summation nach dem Talbotschen Gesetz stattfindet, und das ist nach den frühernn Ausführungen vermutlich ziemlich am Anfange der Reizkette der Fall, daß schon an dieser Stelle ein Unterschied im zeitlichen Verlauf der Erregungsvorgänge vorhanden ist, und die Erregungshöhe hier bedeutend langsamer eintritt als bei intensivem Reiz; und wir kommen also auf Grund unserer Betrachtungen zu dem Schluß, daß dies erst seit in einer Zeit der Fall ist, die ein Mehrfaches von 40 Minuten beträgt, also jedenfalls bei einem Werte von nicht unter zwei Stunden zu suchen ist. Dieser Schluß ist anfangs etwas überraschend, wenn man die viel geringere Reaktionszeit in Betracht zieht, die auch für so schwache heliotropische Reize besteht. Ein Widerspruch ist aber darin nicht vorhanden; es würde daraus nur

hervorgehen, daß zur Einleitung der heliotropischen Reaktion eine viel geringere Erregungsintensität notwendig ist, als sie selbst durch sehr schwache heliotropische Reize erzielt werden kann. Ich kann an dieser Stelle mitteilen, daß späterhin Untersuchungen, die von anderer Seite zu anderem Zwecke im Leipziger botanischen Institute angestellt worden sind, eine überraschende Bestätigung unserer Schlußfolgerungen gebracht haben, indem sie zeigten, daß die Erregungshöhe bei schwachen heliotropischen Reizen erst nach Stunden erreicht wird. Doch darüber wird von anderer Seite berichtet werden. Haben wir also hiermit gesehen, daß die theoretischen Betrachtungen der Summationsvorgänge auf Grund der eingeführten Voraussetzungen uns zu neuen Problemen führen, so werden wir sie nicht mehr für überflüssig halten, wenn sie auch teilweise auf hypothetischer Grundlage beruhen.

Es erübrigt noch, einen Blick auf Summationserscheinungen, die wir anderweitig im Pflanzenreiche beobachten können, zu werfen. Da die Summation einerseits von dem Verhältnis zwischen Erregungsintensität und wirkender Kraft und anderseits von der Beziehung zwischen Intermittenzperiode und Geschwindigkeit der Gegenreaktion abhängig ist, so sind bei Variationen dieser Verhältnisse die größten Verschiedenheiten denkbar. Wir hatten bezüglich des Heliotropismus schon die Übergänge von geradlinig verlaufender Reaktion bei rasch intermittierenden Reizen zur wellenförmig oszillierenden Reaktion bei langsamerer Intermittenz kennen gelernt. Wir können unter Umständen aber auch andere Reaktionskurven erhalten z. B. treppenförmige, bei denen unmittelbar nach der Reizung eine aufsteigende Periode wahrzunehmen ist, während dann ein äußerlich stationär erscheinender Zustand eintritt. Das ist z. B. der Fall bei gewissen Objekten, die auf Berührung hin reizbar sind, wie z. B. bei den Blättern von *Dionaea* nach den Untersuchungen von Burdon-Sanderson[1]) und den Staubfäden von Cynareen nach den Angaben Linsbauers[2]). Hier können wir es bei genügend schwachen Reizen erreichen, daß das Objekt nicht mit voller Amplitude reagiert, sondern vor deren Erreichung stehen bleibt. Reizen wir dann wieder, so kann es sich wieder um ein Stück bewegen, um dann aufs neue still zu stehen, und so können wir es schließlich dahin bringen, daß es durch mehrere Stöße zur

1) Burdon-Sanderson. Philos. Transaktions Roy. Soc. 1882.
2) Linsbauer, Bericht der k. k. Akademie der Wiss., 1906.

Bewegung in voller Amplitude veranlaßt wird. Die eigentümliche Treppenkurve, die hier durch die Summation erzielt wird, beruht darauf, daß die Gegenwirkung in bezug auf die letzte motorische Phase der Reaktionskette erst nach ziemlich langer Zeit einsetzt, so daß das Objekt eine Zeitlang nach jedem Reizanstoß absolut stillzustehen scheint.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse z. B. bei der *Mimosa*. Diese ist durch eine Eigentümlichkeit ausgezeichnet, die wir in der tierischen Physiologie vom Herzen her kennen, daß sie nämlich auf Reizanstöße unter einer bestimmten Schwelle gar nicht, von dieser Schwelle an aber mit voller Amplitude reagiert. So können wir also, wenn wir einer gereizten *Mimosa* noch weitere Berührungsreize applizieren, hier gar keine Änderungen mehr wahrnehmen. Die Reaktionskurve verläuft nach eingetretener Bewegung auch bei fortgesetzter Reizung geradlinig und es scheint gar keine Summation einzutreten. Und doch ist dies der Fall. Setzen wir die sukzessiven Berührungen nur lange genug fort, dann breitet schließlich die *Mimosa* ihre Blätter aus, sie verfällt in den Zustand der sog. Schüttelstarre, es haben sich also die sukzessiven Anstöße zu einer neuen eigenartigen Reizung summiert. Daß zunächst von einer Summation nichts wahrzunehmen war, liegt an der eigentümlichen Beziehung, die hier zwischen Reizgröße und Erregungsintensität besteht.

Am besten sind wir betreffs der Summation orientiert bei den geotropischen Erscheinungen, die letzthin von Fitting eingehend untersucht worden sind. Der Gegenstand seiner Experimente war die Ermittelung von verschiedenen Größen: einmal der Zeit, die zwischen zwei Reizen verlaufen darf, ohne daß ein Erlöschen der Wirkung jedes einzelnen eintritt; ferner Ermitteln der Präsentationszeit und der Reaktionszeit bei intermittierenden Reizen. Als Perzeptionszeit bezeichnet Fitting diejenige minimale Zeit, die ein Einzelreiz wirken muß, um überhaupt zu einem summierbaren Erfolg zu führen. Dieses Minimum konnte Fitting in seinen Versuchen nicht bestimmen, weil auch die kürzesten Reizungen, die er mit seinen technischen Hilfsmitteln ausführen konnte, sich zu sichtbaren Reaktionen summieren ließen.

Betrachten wir seine Resultate, besonders im Hinblick auf die in vorliegender Arbeit mitgeteilten, und beginnen wir mit der zuletzt erwähnten Zeitgröße. Wir konnten in unserm Falle zu viel geringeren Zeiten des Einzelreizes gelangen. Bei Anwendung einer Scheibe mit 32 Ausschnitten und 15 Umdrehungen in der Sekunde

gelangen wir zu einer Zeitdauer jedes einzelnen Reizes, die ungefähr $^1/_{500}$ Sekunde beträgt. Da können wir noch immer eine Summation nach denselben Gesetzmäßigkeiten wie bei bedeutend längeren Reizanstößen konstatieren. Wir haben uns nicht Mühe gegeben, die Zeitdauer der Einzelreize noch weiter zu verringern, was mit komplizierteren technischen Hilfsmitteln nicht unmöglich wäre, aber wir haben die Überzeugung, daß auch eine noch so große Geschwindigkeit der Rotation nicht imstande sein wird, die Wirkung des intermittierenden Reizes aufzuheben. Für das menschliche Auge wissen wir es ja aus Erfahrung, daß unterhalb einer gewissen Geschwindigkeitsgrenze eine weitere Vergrößerung der Intermittenzperiodenzahl absolut keinen Einfluß ausübt. Es ist überhaupt wahrscheinlich, daß es eine untere Grenze der Perzeptionszeit nirgends gibt, denn wenn ein Reiz erst nach einer bestimmten Einwirkungsdauer zu einem nachweisbaren Erfolg führt, dann beruht dies eben darauf, daß die Wirkung in jedem Zeitdifferential sich zu derjenigen des folgenden summiert. Sind diese unendlich kleinen Zeiträume durch reizlose Intervalle unterbrochen, dann kommt es nur darauf an, daß während dieses Intervalls die Wirkung des vorhergehenden Reizes nicht verschwindet, und das ist einmal von dem Verhältnis der beiden Zeitperioden und anderseits von der größeren oder geringeren Trägheit der Gegenwirkung abhängig, d. h. es liegt hier genau dieselbe Frage vor, wie bei der Summation von länger andauernden Reizen.

Dieses Zeitverhältnis, das nicht überschritten werden darf, wenn überhaupt noch eine Summation stattfinden soll, hat Fitting untersucht und fand dabei, daß es ungefähr den Wert von 1 : 16 hat, ziemlich unabhängig von der Dauer der Einzelreize. Dieselbe Frage könnte man auch beim Heliotropismus behandeln. Wir haben es lediglich deshalb nicht getan, weil wir bei beschränkter Zeit zunächst andere Aufgaben erledigen wollten. Jedenfalls liegt das Verhältnis beim Heliotropismus bei einem ganz andern Wert, als dem Fittingschen. Wir hatten ja einzelne Fälle, in denen auf einen Reiz ein 15mal so langes reizloses Intervall folgte, und konnten dabei auch eine äußerst intensive Wirkung, die völlig dem Talbotschen Gesetz entsprach, konstatieren. Will man durch die Intermittenz eine völlige Extinktion jedes einzelnen Reizeffektes herbeizuführen, dann wird man wahrscheinlich auf außerordentlich viel größere reizlose Intervalle gehen müssen.

Des weiteren wollen wir einen Blick werfen auf Fittings Ergebnisse betreffs der Präsentationszeit. Fitting fand hier, daß, wenn Reiz und reizloses Intervall abwechseln, die Gesamtdauer, während welcher der Reiz wirksam sein muß, um eine Nachwirkung am Klinostaten herbeizuführen, dieselbe sein muß, als es bei konstanter Reizung notwendig ist, und zwar so lange das Verhältnis zwischen Reiz und Intervall den Wert von 1 : 5 nicht unterschreitet. Es erscheint also in diesen Fällen das reizlose Intervall völlig indifferent, es beschleunigt weder, noch verzögert es die Wirkung und es ist daraus zu schließen, daß die Verminderung, welche die Erregungshöhe während dieser Intervalle erfährt, zu geringfügig ist, um eine Vergrößerung der Präsentationszeit herbeizuführen. Wachsen die reizlosen Intervalle an Dauer, dann beginnt die Präsentationszeit gleichfalls zuzunehmen um schließlich unendlich groß zu werden, bei dem Werte 1 : 16, bei welchem, wie wir sahen, überhaupt keine Reaktion mehr eintritt.

Es fragt sich nun, ob sich diese Ergebnisse nicht doch vielleicht auch unter das Talbotsche Gesetz subsummieren lassen. Das würde offenbar dann der Fall sein, wenn beim Geotropismus eine umgekehrte Proportionalität zwischen Reizstärke und Präsentationszeit bestände. Das ist aber nicht der Fall, wie uns ein Blick auf die vorliegenden Daten lehrt. Zwar dürfen wir hier nicht die Präsentationszeiten bei verschiedener Winkelstellung miteinander vergleichen, denn daß, wie Fitting meint, geotropische Reize mit verschiedener Angriffsrichtung nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden sind, ist ja durchaus nicht unwahrscheinlich. Wir können uns also nur an die Präsentationszeiten halten, die mit Hilfe des Zentrifugalapparates in senkrechter Reizung bei verschiedener Drehungsgeschwindigkeit erreicht worden sind. Derartige Messungen hat Czapek gemacht; diese zeigen aber keineswegs das Verhältnis, das für die Anwendbarkeit des Talbotschen Gesetzes auf den vorliegenden Fall Voraussetzung ist; es sinkt vielmehr die Präsentationszeit langsamer, als die Kraft der Reizung steigt.

Es wäre nun die Frage ins Auge zu fassen, ob nicht trotz der Ungleichheit im Verhalten der Präsentationszeit doch in den Gesetzen für die Erregungshöhe ein übereinstimmendes Verhalten zwischen Heliotropismus und Geotropismus bei der Reizsummation besteht. Fitting betont in einem Abschnitt seiner Arbeit, daß man keineswegs etwa aus Gleichheit des Reaktionsverlaufes auf Gleichheit der Erregung schließen darf, und wenn zwei inter-

mittierende geotropische Reize die gleiche Präsentationszeit aufweisen, so kann das sehr wohl darauf beruhen, daß die tatsächlichen Unterschiede so gering sind, daß sie sich unserer Feststellung entziehen. Wirklich spricht der Umstand, daß bei der Verlängerung der reizlosen Intervalle über ein bestimmtes Maß hinaus allmählich eine Vergrößerung der Präsentationszeit auftritt, für ein solches Verhalten, und wir dürfen also keine Rückschlüsse aus diesen Präsentationszeiten auf die schließlich erreichten Erregungshöhen ziehen. Wir haben ja in einem früheren Abschnitt bereits die Frage diskutiert, wie weit man auf Analogien zwischen diesen beiden Gruppen von Größen zu rechnen hat, und haben gesehen, daß das nur in beschränktem Maße der Fall ist. Es erübrigt sich also, hier die Frage weiterhin zu diskutieren, da wir zur vergleichenden Messung der Erregungshöhen bei geotropischen Reizen vorläufig noch keine Methoden besitzen; nicht so leicht werden wir eine Reizerscheinung finden, die sich in so hohem Maße dazu eignet, wie der Heliotropismus.

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band LXV.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 4 Mk. 40 Pfg.,
für den Einzelverkauf 5 Mk. 50 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer
Professor an der Universität Leipzig

und

E. Strasburger
Professor an der Universität Bonn

Fünfundvierzigster Band. Zweites Heft.
Mit 5 Textfiguren.

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1907

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an
Professor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August bis 20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11,
Grossbeeren Strasse 9

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Dezember 1907.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,
für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,
für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.
Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Diesem Heft liegen Prospekte der Verlagsbuchhandlung Gebrüder Borntraeger in Berlin bei.

Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen.

Von

Hermann Ritter von Guttenberg.

Mit 2 Textfiguren.

I. Einleitung und Literatur.

Nachdem Dutrochet (1824) als erster erkannt hatte, daß die Lage einseitig beleuchteter Stengelorgane eine durch die Einwirkung von Licht und Schwerkraft bestimmte Resultante sei, war es H. v. Mohl (1851), der dieser Frage auf experimentellem Wege näher zu treten suchte. Zu diesem Zwecke ließ er die genannten Reize in entgegengesetzter Richtung senkrecht zur Organachse angreifen, was er dadurch erreichte, daß er horizontal gelegte Pflanzen mittels eines Spiegels von unten beleuchtete. Bei der von ihm verwendeten, nicht näher angegebenen Lichtstärke zeigte es sich, daß die Versuchspflanzen (Cruciferen-Keimlinge) senkrecht nach abwärts gegen die Lichtquelle zu wuchsen, daß also (S. 140) „durch den Einfluß des Lichtes die Wirkung der Schwere vollkommen überwunden werden kann".

H. Müller-Thurgau (1876) setzte später die Mohlschen Versuche mit im wesentlichen gleicher Methode fort und fand, daß sich nicht alle Pflanzen so verhielten. Es wuchsen einige geotropisch aufwärts (z. B. *Helianthus annuus*-Keimpflanzen), *Fritillaria* blieb tagsüber horizontal, um sich erst nachts aufzukrümmen, die Mehrzahl der Keimpflanzen aber wendete sich nach abwärts, was Müller auf ein „Überwiegen" des Heliotropismus zurückführt.

Wiesner (1878) widmete dem Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus ein kurzes Kapitel in seiner bekannten Arbeit über die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche.

Seine Untersuchungen unterscheiden sich von denen der früher genannten Autoren dadurch, daß er den Einfluß verschiedener Lichtintensitäten auf den schließlichen Krümmungseffekt studierte, indem er Keimpflanzen (*Vicia Faba* und *sativa*, *Lepidium sativum*) vertikal in verschiedenen Entfernungen von seiner Normalflamme (eine Gasflamme von 6,5 Walratkerzen)[1]) aufstellte. Dabei reagierten nicht alle Pflanzen in gleicher Weise. Uns interessiert hier vor allem das Verhalten der stark lichtempfindlichen Wickenkeimlinge. Bei diesen fand Wiesner, daß sie sich von der erreichbaren oberen Intensitätsgrenze des Lichtes an bis zur größtmöglichen Distanz (11 m) in die Richtung der einfallenden Strahlen einstellten. Anschließend an diesen Versuch bemerkt Wiesner, daß aus ihm nicht ersichtlich sei, „ob der Geotropismus durch den Heliotropismus überwunden wurde, oder, weil die Keimstengel sich in die Richtung des einfallenden Lichtes stellten, ob nicht Geotropismus einfach gar nicht eingeleitet wurde“ (S. 55). Zur Entscheidung dieser Frage schaltete Wiesner durch Rotation um eine horizontale Achse einseitige Schwerkraft-Wirkung aus und fand, „daß die dem Optimum der Lichtstärke für den Heliotropismus der Wickenkeimstengel ausgesetzten Pflänzchen sich zu derselben Zeit heliotropisch zu krümmen begannen und mit derselben Stärke weiter krümmten, ob der Geotropismus aufgehoben war oder nicht. Aber selbst in Entfernungen von ca. 1 m gegen die Lichtquelle zu und 3,5 m vom Optimum entfernt, gab sich kein Zeitunterschied im Eintritt der heliotropischen Krümmung zwischen den fixen und den rotierenden Keimlingen kund, zum Beweise, daß bei stark heliotropischen Pflanzenteilen der Geotropismus so gut wie gar nicht vorhanden ist, wenn die betreffenden Organe günstiger Beleuchtung ausgesetzt sind“ (S. 56). Für Kresse-Keimlinge gibt Wiesner an, „daß hier nur im Optimum der Lichtstärke und in dessen nächster Nähe der Geotropismus ausgelöscht erscheint“. Ohne mich vorderhand auf eine Diskussion dieser Versuche und ihrer Deutung einzulassen, bemerke ich hier nur, daß Wiesner deutlich für eine Ausschaltung des Geotropismus bei einseitiger „günstiger“ Beleuchtung eintritt.

Pfeffer (1881) hat dann den allgemeinen Hinweis gegeben (II, S. 338), daß Geotropismus und Heliotropismus keine unveränderlichen Größen sind, und daß die aus ihrem Zusammengreifen

1) 1 Walratkerze = 1 Hefnerlampe = 1,162 Normalkerzen nach Oltmanns (97).

entspringende Krümmungstätigkeit nicht der Summe der durch Einzelwirkung von Geotropismus oder Heliotropismus erzielten Erfolge entsprechen müsse.

Viel schärfer als Wiesner hat später Noll (1892) die Ansicht einer Ausschaltung des Geotropismus bei gleichzeitiger heliotropischer Induktion vertreten. Er verwendete für seine Versuche Keimpflanzen von *Sinapis* und *Lepidium* und ging folgendermaßen vor: „Gleichzeitig wurde ein Teil dieser Keimpflänzchen auf horizontaler Drehscheibe unter Lichtabschluß in horizontaler Lage nur der Wirkung des Geotropismus unterworfen, ein anderer Teil dagegen am Klinostat den senkrecht zur Stengelachse einfallenden Lichtstrahlen ausgesetzt, der dritte Teil in derselben Entfernung von der Lichtquelle aufrecht auf festen Boden gestellt" (S. 57). „Die Entfernung und die Größe der Lichtquelle konnte leicht so ausgesucht werden, daß die rein geotropische und die rein heliotropische Krümmung in der Zeiteinheit ungefähr die gleichen waren. Sie wurde aber schließlich so gewählt, daß die geotropische Krümmung in der Zeiteinheit stärker ausfiel als die heliotropische am Klinostat". Noll kam dabei zu dem Ergebnis, daß „trotzdem der Geotropismus gegenüber der schwachen Lichtquelle in der Zeiteinheit einen stärkeren Effekt hätte hervorbringen können als der Heliotropismus und sich später deutlich hätte in einer Gleichgewichtslage offenbaren müssen, die Pflänzchen mit der Spitze genau in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen eingestellt blieben". Ferner erwähnt Noll, daß bei einem nicht näher beschriebenen Versuch sich sonst stark geotropische Objekte genau nach dem Zentrum einer kleinen kreisrunden Öffnung richteten, durch welche das Licht einfällt, und meint: „Diese Einstellung wäre aber unmöglich, wenn der negative Geotropismus in diesen Pflanzenteilen noch wirksam wäre". Schließlich resümiert er: „Es geht daraus hervor, daß die Einwirkung des Lichtes auf die geotropische Disposition von Pflanzenteilen viel verbreiteter ist als man es bisher angenommen hat". „Die geotropische Struktur scheint unter dem Einflusse des Lichtes verhältnismäßig leicht eine Veränderung erfahren zu können" (S. 58).

Gegen Nolls Argumentation ist zunächst einzuwenden, daß aus der Gleichheit der Reaktionen in Eintritt und Verlauf bei alleiniger geotropischer oder heliotropischer Reizung noch keinerlei Schluß auf eine ebensolche Gleichheit der tropistischen Erregungen gezogen werden kann und zwar schon deshalb nicht, weil es sich

ja im gegebenen Falle um qualitativ verschiedene Reizungen handelt und nicht einmal bei qualitativ gleichen diesen Schluß zulässig ist, wie Fitting (05, S. 321 u. 328) neuerdings besonders scharf betont hat. Sind aber bei äußerlich gleichartigen Reaktionen die Erregungen verschieden, ist z. B. die heliotropische relativ stärker als die geotropische, so kann erstere im Falle des Zusammenwirkens der Tropismen sehr wohl das Vorherrschen des Heliotropismus bedingen. So gibt z. B. Fitting (05, S. 324) für den Geotropismus an, „daß bei einstündiger Ablenkung aus der Ruhelage um 45° oder um 90° Krümmungen von annähernd gleicher Intensität eintreten". Trotzdem findet, „wenn man entsprechende Versuchspflanzen intermittierend von entgegengesetzten Seiten fortgesetzt gleich lange Zeiten (etwa eine Stunde) abwechselnd in den Stellungen $\pm$ 0° und — 45° (bezw. + 45°) geotropisch reizt" (S. 320) noch ausgesprochene Krümmung im Sinne der Horizontalen statt, eben weil die Erregungen in den beiden Lagen verschieden groß sind.

Ferner kann aus dem Ausbleiben einer geotropischen Reaktion im Falle des Zusammenwirkens noch kein Schluß auf ein Ausbleiben einer geotropischen Erregung gezogen werden, und nur in diesem Falle könnte man von einer Änderung der geotropischen Disposition sprechen und erklären, daß der Geotropismus nicht mehr wirksam sei. Die geotropische Disposition oder „Struktur" braucht in diesem Falle ebensowenig geändert sein, als sie es ist, wenn man einen horizontal gelegten Stengel mechanisch an der Ausführung der Bewegung hindert. Auch der Heliotropismus kann so, freilich mit uns zunächst ganz unbekannten Mitteln, eine geotropische Krümmung völlig unterdrücken, ohne aber die geotropische Disposition oder, wie wir auch sagen können, die geotropische Stimmung (den Geotonus) irgendwie zu beeinflussen. Es kann eben die heliotropische Reizkette an irgend einer Stelle mit viel größerer Intensität verlaufen als die geotropische. Einmal kann, wie schon oben betont wurde, die heliotropische Erregung auch bei geringer Intensität des Reizes eine relativ stärkere sein als die maximale geotropische. Ferner kann auch bei relativ gleicher, ja auch bei geringerer heliotropischer Erregung die heliotropische Krümmung mit viel größerer Energie vor sich gehen als die geotropische, derart, daß im Falle der Gegenwirkung der Tropismen das geotropische Krümmungsbestreben völlig überwunden wird. Es kann also, kurz gesagt, von zwei Tropismen, welche getrennt äußerlich gleichartig verlaufen, der eine viel energischer die Endstellung an-

streben als der andere. Daher ist es nicht zulässig, wenn Noll (und ebenso Wiesner) aus ihren Versuchen auf eine Veränderung der geotropischen Qualitäten schließen.

Prinzipiell ist dagegen ein solcher geotropischer Stimmungswechsel im gegebenen Falle von vornherein nicht abzulehnen. Sind doch nunmehr schon zahlreiche Fälle bekannt geworden, wo wir einen solchen anzunehmen genötigt sind. Reizerfolge sind ja überhaupt „stets von dem jeweiligen Zustand (der jeweiligen Stimmung, dem jeweiligen Tonus) des Organismus (der Organe) abhängig, der mit der Entwicklung und den Außenbedingungen (der Inanspruchnahme) veränderlich ist" (Pfeffer 1904, II, S. 361). Es ist hier nicht der Platz, auf einzelne Fälle des Stimmungswechsels näher einzugehen, und es muß auf die Zusammenfassung bei Pfeffer (04)[1]) verwiesen werden. Immerhin sei auf die Richtungsänderung der Tropismen bei sehr starker Erhöhung einseitiger Reize, z. B. der Intensität des Lichtes (Oltmanns 1892 u. 97) verwiesen und auf die Verschiebung der tropistischen Gleichgewichtslage durch den diffusen Einfluß äußerer Agentien (Licht, Temperatur usw.). Für den letzteren Fall gehört zu den auffallendsten Beispielen die Veränderung geotropischer Stimmung durch die Beleuchtung bei den unterirdischen Rhizomen von *Adoxa*, *Trientalis*, *Circaea* usw. nach Stahl (1884), bei oberirdischen Ausläufern usw. (Oltmanns 1897), sowie der Seitenwurzeln (vgl. Czapek, 1895 b).

Bald nach Noll hat sich dann Czapek (95 a) mit dem Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus eingehend beschäftigt. Methodisch unterschied sich seine Versuchsanstellung von der Nolls zunächst dadurch, daß er nicht wie dieser durch Abstimmung der Beleuchtungsintensität „gleiche" geo- und heliotropische Verhältnisse herstellte, sondern Objekte auswählte, „welche die heliotropische Krümmung unter optimalen Bedingungen[2]) mit demselben zeitlichen und Größeneffekt ausführen wie die geotropische Krümmung" (S. 6). Derartige Objekte waren vor allem Keimpflanzen von *Avena sativa* und *Lepidium sativum*, ferner solche von *Phalaris canariensis* und *Sinapis alba*, schließlich Sporangienträger von *Phycomyces nitens*. Czapek beschreibt zuerst die Ergebnisse nacheinander folgender Induktionen, die zu dem Resultate führten,

1) II, bes. §§ 121, 122, 131, 132.

2) d. i. „jene Lichtstärke, welche an der aufrecht stehenden Pflanze in der möglichst kurzen Zeit Eintritt heliotropischer Reaktion bewirkt" (Czapek 1895 a, S. 18).

daß (S. 17) „eine Verzögerung des Eintrittes geotropischer Krümmung an heliotropisch gereizten Pflanzen stattfindet, welche auf eine hemmende Gegenwirkung der heliotropischen Reaktion auf die geotropischen Krümmungsvorgänge“ zurückzuführen sei, daß aber niemals umgekehrt induzierter Geotropismus eine heliotropische Reaktion beeinflusse, ebensowenig gleichartige Induktionen einander. Die hemmende Wirkung des Heliotropismus spreche für eine Ungleichartigkeit, eine relativ verschiedene Intensität beider Reizvorgänge, die nur beim Zusammengreifen derselben konstatiert werden kann (S. 13). Wie Czapek aber selbst (S. 15) zugibt, ist aus seinen Versuchen eine bestimmte Entscheidung „ob nicht an der bereits heliotropisch gereizten Keimpflanze keine normale geotropische Empfindlichkeit, sondern eine Herabsetzung der letzteren sich vorfindet“ nicht zu treffen. Denn es kann bei seinen Experimenten immer noch die Verspätung getropischen Reaktionseintrittes durch Veränderung der geotropischen Reizempfindlichkeit, die aber einem Stimmungswechsel gleichkäme, bedingt sein. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß die geotropische Nachwirkung mit und ohne vorhergegangene heliotropische Reizung gleich groß ist und zwar umsoweniger, als in Czapeks Versuchen in beiden Fällen der maximale Effekt (Krümmung um 90°) eintrat. — Dasselbe Überwiegen des Heliotropismus gegenüber dem Geotropismus beobachtete Czapek auch bei gleichzeitig erfolgenden Induktionen. So bekam er, wenn die früher genannten Pflanzen senkrecht stehend horizontal beleuchtet wurden, „heliotropische Grenzwinkel“ von 0°—30°. Wurden horizontal gelegte Pflanzen von unten beleuchtet, so stellten sie sich schließlich in die Richtuug der einfallenden Lichtstrahlen, wobei aber die prinzipiell wichtige Tatsache beobachtet wurde, daß besonders bei *Avena*, „binnen der normalen geotropischen Induktionszeit oder etwas später (80 Min.) an den Keimlingen eine leichte Aufwärtskrümmung der Spitze“ eintrat. Bei inverser Stellung verblieben die Pflanzen in dieser Lage, ohne auch nur vorübergehend eine Spur geotropischer Aufkrümmung aufzuweisen. In der Zusammenfassung seiner Ergebnisse kommt Czapek zu dem Schlusse, daß diese keine direkte Veranlassung geben, eine geotropische Sensibilitätsänderung bei heliotropischer Reizung zu postulieren, und daß die Erscheinungen beim Zusammenwirken der genannten Tropismen durch „qualitative Differenzen zwischen heliotropischer und geotropischer Reizreaktion“ bedingt sein dürften. Czapek wendet sich so direkt gegen die von Noll ausgesprochene

Ansicht, ohne aber einen zwingenden Beweis für seine Auffassung zu erbringen.

Noch vor Czapek hatte sich Oltmanns (1892) in dieser Frage auf den Standpunkt Wiesners gestellt, wogegen Darwin (1881) von einem Entgegenwirken des Geotropismus spricht, der durch eine entgegengesetzte Kraft (Heliotropismus) beinahe aufgewogen wird (S. 429), und Rothert (1894) die Endstellung als eine durch die Resultante von Geotropismus und Heliotropismus bedingte bezeichnet.

Die Frage, ob beim Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen eine Stimmungsänderung im Geotonus stattfinde oder nicht, mußte also als eine derzeit noch nicht erledigte angesehen werden[1]. Deshalb folgte ich mit Freude einer Aufforderung Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffers, mich mit dieser Frage gelegentlich eines Aufenthaltes im botanischen Institute zu Leipzig (W. S. 1906/07) zu befassen. Herrn Geheimrat Pfeffer erlaube ich mir auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank für seinen liebenswürdigen Rat und die freigebige Überlassung der Institutsmittel zu sagen. Auch Herrn Privatdozent Dr. A. Nathansohn bin ich für wiederholte Ratschläge sehr zu Dank verpflichtet.

II. Methodisches.

Noll (1892) und Czapek (1895 a) waren in ihren Untersuchungen bereits von der Erkenntnis ausgegangen, daß die Frage des Zusammenwirkens von Geotropismus und Heliotropismus ihre Erledigung am einfachsten in dem Falle finden werde, wenn man „gleiche" heliotropische und geotropische Verhältnisse herstelle bezw. auswähle. Diese Gleichheit bezieht sich bei beiden Autoren im wesentlichen auf die Gleichheit der Reaktionen im zeitlichen Verlauf sowie im Größeneffekt. Diese Gleichheit ist aber, wie sich herausgestellt hat, eine rein äußerliche, indem sie nur gültig ist, wenn die Reaktionen getrennt verlaufen, nicht mehr aber bei gleichzeitiger oder aufeinander folgender Induktion beider Tropismen.

---

1) Dasselbe gilt für die plagiotropen Organe, besonders für die transversalheliotropischen Laubblätter. Auch hier differieren die Meinungen der Autoren, indem die einen (besonders Vöchting, 1888) annehmen, daß in der fixen Lichtlage der Geotropismus ausgeschaltet sei, während andere für sein Fortbestehen eintreten.

Um nun einen tieferen Einblick in den Verlauf geo-heliotropischer Induktion und der daraus sich ergebenden Reaktionen zu gewinnen, wurde in vorliegender Untersuchung eine andere Methode des Vergleiches zur Anwendung gebracht, nämlich die der Kompensation. Denn es war von vornherein nicht ausgeschlossen, daß man bei richtiger Abstufung der Beleuchtung es erreichen könne, den Geotropismus durch Heliotropismus eben aufzuheben oder zu kompensieren. Aus derartigen Versuchen mußten am ehesten Anhaltspunkte für das Vorhandensein oder Fehlen eines Stimmungswechsels zu gewinnen sein. Gelingt es im Falle der Gegenwirkung der Tropismen tatsächlich sie zu kompensieren, derart daß schließlich keiner der Reize mehr in seiner Wirkung auf die Pflanze überwiegt, so können die Tropismen in gewissem Sinne als gleich bezeichnet werden, eben weil sie sich aufheben. Die Kompensation muß sich schließlich in den Reaktionen äußern. Damit ist aber nicht gesagt, daß sie erst bei dieser eintritt; denn wir wissen nicht, in welchen Gliedern der Reizkette die Aufhebung erfolgt, da es zu demselben Endeffekte führt, ob nun die Kompensation im sensorischen oder im motorischen Teile derselben eintritt.

Bevor ich zur Beschreibung der Versuchsanstellung übergehe, muß mit einigen Worten auf den Versuchsraum und das verwendete Pflanzenmaterial eingegangen werden und zwar umsomehr, als kürzlich Richter (1906) auf den schädigenden Einfluß der Laboratoriumsluft, hauptsächlich infolge der Verwendung von Leuchtgas, nachdrücklich hingewiesen hat. Die Dunkelkammer des Leipziger Instituts ist ein geräumiges Zimmer, das eigens zu diesem Zwecke adaptiert ist, indem sämtliche Wände und Einrichtungsgegenstände mattschwarz gestrichen sind. Das Zimmer ist von den übrigen Räumen durch einen kleinen Vorraum getrennt. Weder in diesem noch im Dunkelzimmer wurde während der Versuchszeit Leuchtgas verwendet, für die Versuche wurde, wie später noch näher auszuführen sein wird, ausschließlich elektrisches Licht benützt. Die Luft des Zimmers war also ganz rein, was am besten daraus hervorgeht, daß in ihm die verwendeten Keimpflanzen gleichmäßig und gerade wuchsen, nur schwach nutierten und rasch und eindeutig reagierten. Die Pflanzen hatten durchweg das gesunde Aussehen derer, die Richter als in reiner Luft gewachsen abbildet, und zeigten niemals den abnormalen zwerghaften Wuchs seiner in verunreinigter Luft gezogenen Keimlinge. Ferner war die rein geotropische Reaktion

stets eine normale und schließlich vollständige, die Pflanzen reagierten also ebensogut als Richters Futter- und Sandwicken in reiner Luft und nicht so wie dessen Material in verunreinigter Luft. (s. Richter, Tafel IV, Fig. 11 a—d). Es ist notwendig diese Tatsache ausdrücklich zu betonen, da Richter sich in einem Kapitel gerade mit dem „Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus" beschäftigt und diesem Kapitel den Untertitel gibt: „Die beschriebenen Erscheinungen: ein Spezialfall der anästhesierenden Wirkung der Narkotika". In diesem Kapitel glaubt Richter alle früher genannten Arbeiten in bezug auf ihre Giltigkeit für normale Pflanzen anzweifeln zu können, obwohl er sich dabei nur auf eine Versuchsreihe stützt, die, wenn auch an und für sich von großem Interesse, doch nichts gegen die Angaben der früheren Autoren beweist, wie später noch näher auszuführen sein wird.

Die Temperatur des Versuchsraumes wurde (während der Hauptzeit der Versuche mittels eines gleichmäßig brennenden Füllofens) so reguliert, daß sie nicht stärker als zwischen 18—22° C. schwankte. Die Luftfeuchtigkeit des Raumes gelang es auf ziemlich konstant 50 % zu erhalten, indem von zwei übereinander stehenden Bottichen regelmäßig Wasser durch herabhängende Tücher vom oberen zum unteren floß. Das Wasser war zur Verhütung der Fäulnis mit etwas Eisenvitriol versetzt worden.

Zu den Versuchen wurden ausschließlich etiolierte Keimpflanzen und zwar hauptsächlich von *Avena sativa* und *Brassica Napus*, ferner auch von *Agrostemma Githago, Lepidium sativum* und *Helianthus annuus* verwendet. Die Samen wurden zuerst auf nassem Filtrierpapier im feuchten Raume angekeimt und beim ersten Hervortreten der Keimwurzel eingetopft, wobei nur möglichst gleichartige Entwicklungsstadien verwendet wurden. Das Einpflanzen geschah meist in kleine Tongefäße, welche bis zum Rande mit gesiebter Gartenerde gefüllt waren, und zwar derart, daß jeder Topf nur eine Reihe von Pflanzen (meist 4—8) enthielt. Nun wurden die Pflanzen unter Dunkelzylindern meist einen Tag lang in einem warmen Raume aufgestellt, hierauf in die Dunkelkammer gebracht und hier belassen, bis sie die zum Versuche brauchbare Größe erreicht hatten. Dies war bei *Avena* meist schon nach weiteren 24 Stunden, bei *Brassica* nach 2 Tagen der Fall; die Höhe der Pflanzen betrug dann vom Boden gemessen bei *Avena* $^1/_2$—$1^1/_2$, bei *Brassica* $1^1/_2$—2 cm. Die besten Kulturen wurden nun für die Versuche ausgewählt. Durch das Pflanzen einer einzigen Reihe war eine gegenseitige Be-

schattung der Keimlinge im Versuche bei richtiger Aufstellung ausgeschlossen. Bei den dikotylen Keimpflanzen wurden stets nur diejenigen berücksichtigt, welche der Lichtquelle eine Flanke zukehrten, um Irrtümern, die sich aus der spontanen Nutation ergeben könnten, auszuweichen. Die Koleoptilen von *Avena* verhalten sich bekanntlich (Rothert 1894, S. 30) trotz ihres dorsiventralen Baues physiologisch wie radiäre Organe. — Weitere Kautelen und Details der Versuchsanstellung werden im folgenden bei den einzelnen Experimenten zu besprechen sein.

Die einfachste Versuchsanstellung, um zu prüfen, ob sich an einem negativ geotropischen und positiv heliotropischen Pflanzenorgane eine Kompensation der Tropismen erreichen lasse, ist natürlich die, daß ein solcher Pflanzenteil in horizontale Lage gebracht und von unten beleuchtet wird. Es wirken dann der heliotropische und der geotropische Reiz um 180° entgegengesetzt jeder rechtwinklig zur Organachse ein, und es ist überdies der Beginn der Reizungen ein gleichzeitiger. Es ist dann nur nötig, die Beleuchtungsstärke langsam zu- bezw. abnehmen zu lassen und zu beobachten, wie die Pflanzen unter den gegebenen Verhältnissen reagieren.

Zunächst wurden einige orientierende Versuche angestellt, welche nur die Aufgabe hatten, zu zeigen, welche Lichtstärken es beiläufig seien, die den Geotropismus zu überwinden imstande sind. Zu diesem Zwecke wurden Nernstlampen, welche bei 0,5 Ampère, 110 Volt Spannung mit einer Lichtstärke von ca. 32 H.-K.[1]) brannten, und als sich diese als weitaus zu stark erwiesen, Nernst-Lampen von ca. 16 H.-K. (0,25 Ampère, 110 Volt) am Grunde eines sehr hohen Stativs befestigt, so daß ihre Achse vertikal stand und das Licht nach oben strahlte. Sie brannten frei und waren nur oben mit einem kurzen geschwärzten Blechzylinder umgeben, um ein seitliches Ausstrahlen des Lichtes zu verhindern. Ca. 50 cm über der Lampe wurde eine Spiegelglasplatte, dann auch in einer oder mehr Lagen Rauchglas- und Mattscheiben angebracht, welche den Zweck hatten, die Wärmestrahlen z. T. abzuhalten bezw. das Licht abzudämpfen und gleichzeitig die Lampen vor etwa herabfallenden Erdteilchen zu schützen. Genau 1 m über der Lichtquelle wurden dann die Töpfe derart befestigt, daß die Pflanzen alle in eine horizontale Ebene zu liegen kamen. Um ein Herausfallen der

1) H.-K. = Hefnerkerze, gebräuchliche Abkürzung für Hefners Amylacetat-Lampe.



Erde zu verhindern, wurden die Töpfe zuerst entsprechend mit weißem Stramin überzogen. Da sich aber bald herausstellte, daß dieser wegen seiner reflektierenden Wirkung die Gültigkeit der Versuchsergebnisse beeinflussen könne, wurde für alle weiteren Versuche an seiner Stelle mattschwarzes Tuch verwendet. Es zeigte sich nun, daß bei bloßer Zwischenschaltung von Spiegelglas die Keimlinge direkt (bei *Brassica)* oder nach einer leichten geotropischen Aufrichtung der Spitze, welche bald wieder zurückging (bei *Avena*, vgl. Czapek 1895 a), sich heliotropisch krümmten und nach 3—4 Stunden sich genau in die Richtung der Lichtstrahlen, also senkrecht nach abwärts einstellten. Es wurden nun wie erwähnt nach und nach mehrere dunkle Rauchglas- sowie Mattscheiben zwischengeschaltet, was zur Folge hatte, daß die anfängliche geotropische Aufkrümmung bei *Avena* (nach ca. 45 Min.) stärker wurde und nun auch bei *Brassica* nach 45—50 Min. eine solche eintrat. Doch ging diese nach weiteren ca. 60 Min. bei *Avena* und nach 70 Min. bei *Brassica* wieder zurück, um schließlich (3—4 Stdn. später) noch zu einer vollständigen heliotropischen Krümmung zu führen. — Um nun einen Anhaltspunkt für den heliotropischen Krümmungsbeginn bei der verwendeten Lichtstärke zu gewinnen, wurde mit *Avena* ein Versuch vorgenommen, der sich von dem früher beschriebenen nur dadurch unterschied, daß das ebenso gedämpfte Licht horizontal gelenkt wurde und so aufrecht stehende Pflanzen traf. Nach 50—55 Min. begannen sich die Pflanzen heliotropisch zu krümmen, um sich schließlich fast vollständig in die Lichtrichtung einzustellen, obwohl im Verlaufe der Krümmung eine steigende geotropische Erregung zu überwinden war. Aus dem Versuche geht hervor, daß die heliotropische Reaktionszeit für *Avena* bei der angewendeten Lichtintensität ungefähr $^1/_2$ mal so groß ist als die Zeit, welche bis zum heliotropischen Krümmungsbeginn bei den horizontal gelegten Pflanzen verstreicht.

Aus den eben beschriebenen Vorversuchen ergab sich also, daß schon sehr geringe Lichtstärken genügen, um — allerdings erst nach geraumer Zeit — den Geotropismus zu überwinden. Ein weiteres Arbeiten mußte also mit noch kleineren Lichtintensitäten vorgenommen werden und dies machte es notwendig, mit größter Vorsicht zu Werke zu gehen, d. h. jede störende Lichtwirkung, die durch Reflexe hervorgerufen werden könnte, zu vermeiden. Dies war aber bei der bisher gewählten Versuchsanstellung nicht gut möglich, auch war es ausgeschlossen, in dieser Weise mehrere Versuche nebeneinander in gleichem Raume vorzunehmen.

Es wurde daher ein Apparat konstruiert, der es gestattete, mit einer beliebig abzudämpfenden Lichtquelle vier Versuche gleichzeitig anzustellen, ohne daß man eine Beeinflussung des einen durch den anderen befürchten mußte. Der aus mattschwarzem Eisenblech verfertigte Apparat ist in Fig. 1 im Längsschnitte dargestellt. Dasselbe Bild würde ein medianer Längsschnitt senkrecht zu dem gezeichneten ergeben. Zwischen die vier seitlichen Röhren *a* und die gut darauf passenden Blenden *b* (Blendenöffnung = 4 cm Durchmesser) konnten nach Belieben lichtdämpfende Scheiben eingeschaltet werden. Als Lichtquelle kam eine Tantallampe von 25 H.-K. zur Verwendung, welche an einem hohlen Messingstiele, durch den die Leitungsdrähte führten, befestigt war. Dieser wurde im oberen Teile durch zwei entsprechend gebohrte knapp passende Korke geführt, welche wieder fest in die oben aufgesetzte Röhre *c* paßten. Die Lampe wurde am Stiele soweit nach abwärts geschoben, bis sie genau in der Höhe der Röhren *a* zu stehen kam, durch welche allein das Licht nach vier Seiten austreten konnte. Die eben erwähnten Korke *K* waren einige Zentimeter voneinander entfernt und auf entgegengesetzten Seiten etwas ausgenommen, so daß eine gute Lüftung des Apparates möglich war, ohne daß oben Licht ausstrahlen konnte. Die Korke waren überdies geschwärzt. Derart konnte der Apparat, der an seiner Basis noch mit einem schwarzen Tuche umlegt wurde, dauernd benützt werden, ohne sich wesentlich zu erwärmen. — Die Tantallampen geben ein ziemlich konstantes Licht; eventuelle Stromschwankungen fielen kaum ins Gewicht, da zunächst immer nur die vier gleichzeitig anzustellenden Versuche miteinander verglichen wurden. Eine gewisse Schwierigkeit ergab sich daraus, daß die Tantallampen mehrmals gegen neue ausgewechselt werden mußten, dieselben aber nicht alle die gleiche Lichtstärke aufweisen. Es war daher erforderlich, die für die Versuche notwendige Lichtintensität bei jeder Lampe neu experimentell zu suchen. Dies läßt sich durch Verwendung lichtempfindlicher

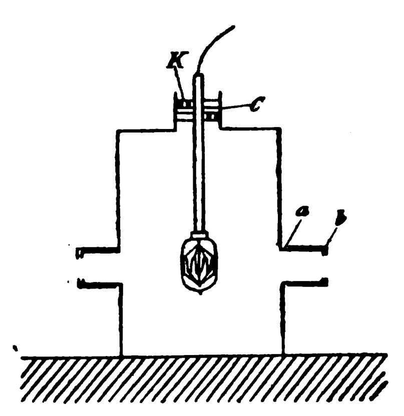


Fig. 1. Schematischer Längsschnitt durch den Beleuchtungsapparat. $^1/_{15}$ nat. Gr. Vgl. den Text.

(photographischer) Papiere vereinfachen. Zur Anwendung kam bei meinen Versuchen Wynnes Aktinometer, ein für photographische Zwecke bestimmter Apparat, der es gestattet, verschiedene Lichtquellen miteinander zu vergleichen, indem ein lichtempfindliches (Bromsilber-) Papier zwischen eine lichtere und eine dunklere fixe Vergleichsfarbe eingeschaltet wird und man aus der zur Verfärbung des Papieres nötigen Zeit einen Schluß auf die relativen Lichtintensitäten ziehen kann; denn es verhalten sich die letzteren umgekehrt wie die Verfärbungszeiten. Da der Apparat gerade auf die chemischen, also auf die beim Heliotropismus hauptsächlich wirksamen Strahlen reagiert, war er für unsere Zwecke sehr verwendbar und wurde auch weiters noch benützt.

Mit dem beschriebenen Apparat (Fig. 1) wurde nun folgendermaßen gearbeitet. Es wurden drei Tische von gleicher Höhe (ein sehr langer und zwei kürzere) derart aufgestellt, daß ihre Tafeln ein großes Kreuz bildeten, in dessen Mitte der Apparat zu stehen kam. Er wurde so orientiert, daß jede der das Licht aussendenden Röhren in die Mittellinie einer Tischplatte zu stehen kam. Zwischen je zwei Stativen wurden dann große Blenden aus schwarzem Karton befestigt, die in verschiedenen Entfernungen von den genannten Röhren *a* aufgestellt werden konnten. Die Kartons waren 65 × 48 cm groß und in der Höhe der Röhren *a* waren kreisrunde Blendenöffnungen von 11 cm Durchmesser ausgeschnitten. Hinter die letzteren kamen, an Stativen befestigt, reine Quecksilberspiegel zu stehen, welche die Dimensionen 19 × 24 cm besaßen, schwarz gerahmt waren und, unter einem Winkel von 45° geneigt, das Licht senkrecht nach aufwärts warfen. In beliebiger Entfernung über ihnen konnten die Versuchspflanzen horizontal oder in anderen Lagen an Stativen in Klammern befestigt werden. Alle Stative wurden, um Reflexe zu vermeiden, mit mattschwarzem Papier oder Tuch umhüllt. Die Lichtstärke konnte auf zweierlei Weise reguliert werden. Einmal durch Einschaltung von lichtdämpfenden Scheiben zwischen die Röhren *a* und ihre aufzuschiebenden Blenden *b* und zweitens durch Variieren der Entfernungen. Bekanntlich nimmt die Lichtintensität quadratisch mit der Entfernung von der Lichtquelle ab. Zur Abdämpfung des Lichtes wurden in einer oder mehr Lagen entsprechend geschnittene dünne Mattglasscheiben, ferner Scheiben aus reinweißem schwedischen Filterpapier verwendet. Die letzteren haben den Vorteil, daß sie bei sehr starker Dämpfung des Lichtes dieses nicht so stark verfärben, als dies Matt- oder

Rauchglasscheiben in mehreren Lagen tun. Die Filterscheiben wurden zwischen zwei reinen Spiegelglasscheiben gehalten. Es konnten derart sehr geringe Lichtintensitäten erreicht werden, die noch dadurch herabgesetzt werden konnten, daß der Apparat statt in der Mitte an einem Ende des Tischkreuzes aufgestellt wurde, so daß dann in gerader Richtung eine Distanz von 3,50 m zur Verfügung stand.

Die Bestimmung der Lichtintensitäten wurde am Schlusse der Versuche mit einer Hefner-Amylacetat-Lampe und mittels eines Bunsenschen Fettfleckphotometers mit aller Vorsicht vorgenommen. Es wurde dazu die bei den letzten Versuchen verwendete, gleichmäßig brennende Tantallampe benutzt, mit der knapp vorher die wichtigsten Versuche mit *Avena* und *Brassica* wiederholt vorgenommen worden waren, so daß man mit ziemlicher Genauigkeit die bei den Versuchen tatsächlich verwendeten Lichtstärken ermitteln konnte. Die Lampe selbst hatte weniger als die angegebenen 25 H.-K., doch kam für die Versuche ihre Lichtstärke stets nur indirekt in Betracht, da als jeweilige Lichtquellen die leuchtenden Mattscheiben bezw. Filter angesehen werden mußten. Im folgenden sind die ermittelten Werte zusammengestellt. Sie gelten natürlich stets auf 1 m Distanz von der Lichtquelle[1]).

Mattscheiben	1	1,5685 H.-K.
	2	0,4318 „
	3	0,1714 „
Filterscheiben	1	0,0274 H.-K.
	2	0,0088 „
	3	0,0049 „
	4	0,0013 „
	5	0,0001 „

Mit Hilfe obiger Zahlen und der jeweiligen Distanz konnten die verwendeten Lichtstärken leicht berechnet werden. Im Falle der Verwendung der Spiegel mußte deren Lichtabsorption in Abzug gebracht werden. Sie betrug im Mittel mehrerer Messungen 15 %.

1) Richter (1906) ist diesbezüglich in seiner Arbeit ein prinzipieller Fehler unterlaufen, indem er fälschlich die mit der Normalkerze ermittelten Werte als auf 1 Zentimeter Entfernung gültig berechnet. Er erhält dadurch überall um $100^2 = 10000$ mal zu kleine Werte. Es sind also seine Zahlen mit 100^2 zu multiplizieren, worauf sie in sehr guter Übereinstimmung mit den Befunden Figdors (1893) stehen.

III. Experimenteller Teil.

Nach diesen notwendigen Angaben über die Anstellung der Versuche sei jetzt zu diesen selbst übergegangen. Zuerst sollen die mit *Avena*-Koleoptilen vorgenommenen Experimente beschrieben werden.

Da sich die bisher verwendeten Lichtstärken als bedeutend zu hoch erwiesen hatten, wurde gleich mit einer sehr geringen Intensität begonnen. Es wurden drei Filterscheiben eingeschaltet, der Spiegel 70 cm davon entfernt aufgestellt, und die Pflanzen 30 cm darüber horizontal befestigt, so daß ihre Gesamtentfernung von der Lichtquelle 100 cm betrug. Nach 40—45 Min. begann eine geotropische Aufkrümmung der Spitzen, welche sehr langsam fortschritt und nach weiteren 6½ Stdn. zu einer geotropischen Krümmung um 90° führte. Gleichzeitig unter einem Dunkelzylinder horizontal exponierte Kontrollpflanzen begannen ihre Krümmung zur selben Zeit wie die früher genannten, erreichten aber die neue geotropische Ruhelage schon nach weiteren 3 Stunden. D i e v e r w e n d e t e L i c h t s t ä r k e v o n 0,0042 H.-K. w a r a l s o n i c h t m e h r i m s t a n d e, d e n n e g a t i v e n G e o t r o p i s m u s z u ü b e r w i n d e n, m a c h t e s i c h a b e r n o c h d a r i n g e l t e n d, d a ß s i e d i e S c h n e l l i g k e i t d e r g e o t r o p i s c h e n R e a k t i o n u m d i e H ä l f t e v e r l a n g s a m t e.

Nachdem so eine Lichtintensität gefunden war, welche nicht mehr genügte, um den Geotropismus der *Avena*-Koleoptilen zu überwinden, war es nur notwendig, mit der Beleuchtungsstärke solange hinauf zu gehen, bis ein Umschlagen in die heliotropische Reaktion stattfindet. Dabei mußte sich herausstellen, ob es eine Lichtstärke gebe, bei welcher der Heliotropismus den Geotropismus eben aufhebt oder kompensiert. Von den zahlreichen zu diesem Zwecke angestellten Versuchen sei zunächst einer beschrieben, der für unsere Betrachtung der wichtigste ist. Vorausgeschickt sei, daß derselbe Versuch oftmals wiederholt stets zu dem gleichen Resultate führte.

Avena-Koleoptilen wurden in der früher beschriebenen Weise horizontal exponiert und mit einer Lichtstärke von 0,0475 H.-K. (1 Filterscheibe, $d = 40 + 30 = 70$ cm) von unten beleuchtet. Der Versuch wurde um 10 Uhr vorm. begonnen, 10 Uhr 35—40 Min. trat sowohl bei den beleuchteten als auch bei verdunkelten Kontrollpflanzen g e o t r o p i s c h e Krümmung ein. Diese schritt nun bei beiderlei Pflanzen ziemlich rasch, jedoch in etwas verschiedener

Weise fort und zeigte um 12 Uhr folgendes Bild. Die beleuchteten Pflanzen waren stark geotropisch gekrümmt und zwar von der Basis bis zur Spitze in einem Bogen, dessen Krümmungsradius gegen diese zu stets kleiner wurde. Die Spitzen waren stark aufgekrümmt, jedoch von der Vertikalen noch um ca. 25—35° abweichend. Die Kontrollpflanzen dagegen waren nur im obersten Drittel, hier aber in scharfem Knie um 90° aufgebogen. Um 2 Uhr waren die Versuchspflanzen so gut wie unverändert, bei den Kontrollpflanzen war die Krümmung gegen die Basis zu fortgeschritten. Um 3 Uhr begann eine der Versuchspflanzen ihre Spitze schief nach abwärts zu stellen, ihr folgten bald die anderen Pflanzen, und um 3 Uhr 30 Min. waren bereits sämtliche beleuchtete Koleoptilen mit ihrer Spitze nach abwärts gerichtet, so daß sie ein S-förmiges Aussehen gewannen. Diese nach 5 Stdn. beginnende heliotropische Krümmung schritt außerordentlich langsam fort. Sie wurde bis 8 Uhr abends, also noch weitere 5 Stdn. verfolgt. Zu dieser Zeit befanden sich die Pflanzen ziemlich gleichmäßig nur mehr wenig über der Horizontalen, die S-förmigen Krümmungen hatten sich einstweilen mehr oder weniger ausgeglichen. Am nächsten Morgen befanden sich die Pflanzen geradegestreckt fast genau in der Horizontalen. Aus dieser entfernen sie sich, wie weitere Versuche zeigten, auch dann nicht, wenn sie noch durch 24 Stdn. in ihrer Stellung belassen werden. Doch wachsen sie in horizontaler Richtung erheblich weiter.

Wir wollen nun versuchen die Tatsachen dieses Versuches theoretisch zu verwerten. Die geotropische Reaktion beginnt zur selben Zeit wie die der Kontrollpflanzen. Durch die gleichzeitig induzierte Lichtwirkung ist also der ganze geotropische Reizungsverlauf bis zu diesem Momente nicht wesentlich alteriert worden. Eine Herabsetzung der geotropischen Erregung ist nicht anzunehmen, da sich eine solche vermutlich in einer verspäteten geotropischen Aufkrümmung äußern würde. Zum mindesten ist erstere nicht unter das Maß herabgedrückt, welches notwendig ist, um die bei normaler Erregung vorhandene Reaktionszeit einzuhalten. Im weiteren Krümmungsverlaufe macht sich aber der Einfluß des Lichtes geltend, indem der induzierte Heliotropismus eine rechtwinklige Aufkrümmung der Spitze verhindert, welche bei den Kontrollpflanzen rasch eintritt. Es ergibt sich so ein Unterschied zwischen den beiderlei Pflanzen, indem die hauptsächlich geotropisch empfindlichen Spitzen (Němec, 1901) bei den Kontrollpflanzen bald in die neue geotropische

Ruhelage gelangen, während die der beleuchteten Pflanzen in einer geotropischen Reizstellung verharren. Darin wird vielleicht der Grund für die Tatsache zu suchen sein, daß sich die geotropische Krümmung bei den beleuchteten Pflanzen viel rascher nach unten fortpflanzt, als bei den verdunkelten. Nach 4—5 Stunden tritt eine Umkehrung der Krümmung bewirkt durch Heliotropismus ein. Hierbei liegen zwei Möglichkeiten vor. Entweder es tritt durch die andauernde heliotropische Reizung ein geotropischer Stimmungswechsel bezw. eine Ausschaltung des Geotropismus ein, oder die heliotropische Erregung nimmt äußerst langsam zu und erreicht die zur Überwindung des Geotropismus nötige Höhe erst in der angegebenen Zeit. Eine Entscheidung dieser Frage bringt das Endresultat des Versuches. Wie oben beschrieben wurde, bleiben die Keimlinge in der Horizontalen stehen. Wäre der Geotropismus ausgeschaltet, so wäre diese Tatsache völlig unverständlich; denn dann müßte doch die heliotropische Reaktion nach unten zu fortschreiten, umsomehr als ja in der Horizontallage die stärkste Beleuchtung und damit die maximale heliotropische Reizung stattfindet. Dagegen wird das Resultat verständlich, wenn wir annehmen, daß in diesem Momente der Heliotropismus den Geotropismus eben kompensiert. Denn es ist klar, daß in diesem Falle eine tropistische Bewegung unterbleiben muß, gleichgültig an welcher Stelle der Reizkette — ob im sensorischen oder motorischen Teile — die Kompensation erfolgt.

Wie man sieht, ist mit dem gewonnenen Ergebnis die Lösung der aufgeworfenen Frage für *Avena* im wesentlichen schon gefunden. Eine sehr geringe Lichtintensität $\doteq$ 0,0475 H.-K. ruft schon einen heliotropischen Reizvorgang hervor, der den normalen geotropischen zu kompensieren imstande ist. Es ist daher nur natürlich, daß relativ geringe Lichtintensitäten, wenn sie nur stärker sind als die angegebene, einen Heliotropismus induzieren, der den entgegenwirkenden Geotropismus ganz oder fast ganz zu überwinden imstande ist. Denn es nehmen ja die heliotropische Erregung und damit das heliotropische Krümmungsbestreben mit der Steigerung der Lichtintensität bis zu einem gewissen möglichen Maximum, das aber bedeutend höher liegt (vgl. Wiesner, 1878 und Oltmanns, 1892 u. 1897) zu. Es ist also auch bei stärkerer Beleuchtung keine Ausschaltung des Geotropismus anzunehmen, seine Unterdrückung erklärt sich ohne weiteres aus der weit größeren Intensität der heliotropischen Erregung bezw. des heliotropischen Krümmungsbestrebens.

Vor allem wichtig ist es, daß sich Geotropismus und Heliotropismus überhaupt kompensieren lassen. Denn wenn eine Ausschaltung des Geotropismus durch einseitigen Lichtreiz statt haben würde, so würde diese wohl von einer gewissen Lichtintensität an plötzlich, d. h. ohne Übergänge erfolgen. Bei geringen Beleuchtungsstärken würde dies vielleicht erst nach längerer Einwirkung des Lichtes zu erwarten sein, wogegen im Versuche auch nach 48 Stunden ein Stimmungswechsel nicht eintrat.

Werden Heliotropismus und Geotropismus tatsächlich bei der Lichtstärke von 0,0475 H.-K. im Falle gegensinniger Wirkung kompensiert, so muß dann, wenn die Reize rechtwinklig zueinander angreifen, eine resultierende Krümmung zustande kommen, welche zwischen beiden Richtungen die Mitte hält. Nach Fitting (1905) stimmt das Verhältnis der geotropischen Erregungen in den verschiedenen Ablenkungswinkeln aus der Ruhelage annähernd mit dem Verhältnis der Sinus dieser Winkel überein. Die Beleuchtungsstärke bei schiefer Beleuchtung ist bekanntlich dem Cosinus des Einfallswinkels proportional. Da nun $\sin 45^0 = \cos 45^0$, so müßte die Resultante, d. i. die Ruhelage der Koleoptilen die Stellung 45^0 über der Horizontalen sein, vorausgesetzt, daß die heliotropischen Erregungen genau mit den Beleuchtungsstärken abnehmen. Keinesfalls dürfte aber eine vollständige heliotropische Einstellung erfolgen, wenn eine Ausschaltung des Geotropismus nicht stattfindet; denn werden Pflanzen vertikal aufgestellt und horizontal beleuchtet, so befinden sie sich, wenn sie sich in die Lichtrichtung einstellen, in der optimalen geotropischen und minimalen heliotropischen Reizlage.

Es sei im folgenden der zur Klärung dieser Frage dienende Versuch beschrieben. Er wurde wiederholt angestellt und ergab stets das prinzipiell gleiche Resultat. Hinter einer der Papierblenden wurde ein Spiegel vertikal aufgestellt, derart, daß er das Licht in rechtem Winkel reflektierte. In dem reflektierten Lichtkegel wurden in der Höhe der Blendenmitte die *Avena*-Keimlinge vertikal aufgestellt, so zwar, daß die Gesamtentfernung von der Lichtquelle wieder 70 cm betrug. Ein Kontrollversuch wurde mit gleichem Lichte und gleicher Entfernung in der früher beschriebenen Weise (Pflanzen horizontal, Licht senkrecht von unten) angestellt. Nach 50—60 Minuten trat die erste Spitzenkrümmung der vertikal gestellten Pflanzen ein. Mit dieser wird natürlich ein geotropischer Reiz induziert, was zur Folge hat, daß die heliotropische Krümmung außerordentlich langsam fortschreitet. So war die Krümmung bei

einem 11 Uhr vorm. begonnenen Versuche um 8 Uhr abends noch kleiner als 45°. Am nächsten Morgen befanden sich die Koleoptilen geradegestreckt in den Winkeln 55°, 45°, 45, 55°, 40° über der Horizontalen. Die Kontrollpflanzen lagen horizontal. Im beschriebenen Versuche war der Durchnittswinkel 48°, in anderen 44°, 50°, 51°. Es stimmen also die erhaltenen Winkel ganz gut mit der theoretischen Forderung überein und sprechen so aufs neue gegen die Annahme eines geotropischen Stimmungswechsels.

Hier sei gleich die Beschreibung von Versuchen angeschlossen, welche von den vorhergehenden sich nur dadurch unterschieden, daß die Pflanzen horizontal exponiert wurden. Der Topf wurde so befestigt, daß die Koleoptilen in vertikaler Ebene senkrecht zur Lichtrichtung genau horizontal übereinanderlagen. Innerhalb der normalen geotropischen Reaktionszeit begannen sich die Pflanzen aufzukrümmen. Die Krümmung verlief zunächst rein geotropisch, bis zu gleicher Zeit wie an den vertikal aufgestellten Pflanzen eine heliotropische Krümmung der Spitze eintrat. Nun schritten beide Krümmungen fort, indem die erstliche geotropische sich rasch nach unten fortpflanzte, ohne hier vom Lichte beeinflußt zu sein, während die heliotropische Spitzenkrümmung infolge der neuerlich auftretenden geotropischen Reizung nur langsam zunahm, ebenso langsam wie an den vertikal gestellten Pflanzen. Ca. 4 Stunden nach Beginn der Versuche waren die Koleoptilen in ihrem untern Teile um 90° senkrecht aufgekrümmt, während sie im oberen Teile schon stärker dem Lichte zuneigten. Am Schlusse der Versuche (24 Stnd. nach Beginn) hatten sich die Krümmungen ausgeglichen; die Koleoptilen waren an der Basis in scharfem Knie um 90° gebogen und wendeten sich von hier ab in gerader Richtung in ganz ähnlichen Winkeln wie die ursprünglich vertikal aufgestellten Pflanzen dem Lichte zu.

Daß der wirksame Lichtreiz aber bei Ausschaltung der einseitigen Schwerkraftwirkung noch hinreicht, um schließlich eine vollständige heliotropische Krümmung herbeizuführen, läßt sich leicht nachweisen, wenn man Pflanzen in gleicher Entfernung von derselben Lichtquelle (J = 0,0475 H.-K.) in entsprechender Weise am Klinostaten rotieren läßt. Zu diesem Zwecke wurde an der horizontalen Achse eines Pfefferschen Klinostaten mittels einer Klammer ein Ansatzstück aus starkem geschwärzten Messingdraht befestigt. Dieser war zuerst rechtwinklig, dann — zur Befestigung

des Topfes — an einem Ende zu einem Ringe gebogen. Das freie Ende des Drahtes befand sich senkrecht zur Klinostatenachse in der Klammer und konnte in dieser höher oder tiefer eingestellt und dabei so gedreht werden, daß die im Topfe befindlichen Pflanzen genau in die Rotationsachse zu stehen kamen und hier in vertikaler Ebene senkrecht zum Lichte rotierten. Der Kasten des Klinostaten wurde mit schwarzem Tuche umhüllt. Bei mehreren Versuchen stellten sich die Pflanzen schon nach ca. 3 Stunden in die Lichtrichtung ein[1]). Dies beweist, daß der durch das Licht von 0,0475 H.-K. induzierte Heliotropismus noch ausreicht, um den Autotropismus vollständig zu überwinden, daß also die Endstellung der ursprünglich vertikal aufgestellten Pflanzen nur durch das Entgegenwirken des Geotropismus bedingt ist.

Der Versuch mit vertikal aufgestellten Pflanzen im Horizontallichte lehrt aber, wenn wir ihn mit demjenigen vergleichen, bei welchem horizontal gelegte Pflanzen von unten beleuchtet wurden, noch etwas. In ersterem Falle tritt schon nach 50—60 Minuten (noch früher am Klinostaten) heliotropische Reaktion ein, während im zweiten erst nach 4—5 Stunden eine Krümmung gegen das Licht zu beginnt. Damit ist aber gesagt, daß die heliotropische Reaktion schon viel früher eintritt, als die heliotropische Erregung ihren für eine gewisse Lichtintensität maximalen Betrag erreicht hat. Dies gilt wenigstens für den Fall, als die Erregung bei geringer Lichtintensität langsam zunimmt. Diese Tatsache kann nicht verwundern, da, wie später noch auszuführen sein wird, die heliotropische Reizschwelle für *Avena* viel tiefer liegt als 0,0475 H.-K. Eine heliotropische Krümmung tritt eben stets im Falle einer gewissen heliotropischen Erregungshöhe ein, die je nach der Intensität des Lichtes rascher oder später erreicht wird. In der Regel wächst die Erregung dann noch über das zur Einleitung einer Krümmung nötige Maß hinaus, und diejenige Lichtintensität, bei der dies nicht mehr geschieht, stellt den Schwellenwert dar. Die

---

1) Die heliotropische Reaktion beginnt am Klinostaten stets um 15—20 Min. früher als bei fixer Aufstellung der Pflanzen. Es beginnt also im letzteren Falle die geotropische Gegenwirkung schon früher, als mit freiem Auge eine Krümmung wahrzunehmen ist. Immerhin gelingt es bei kontinuierlicher Beobachtung manchmal, eine minimale heliotropische Spitzenkrümmung schon nach ca. 35 Min. wahrzunehmen, welche aber sehr rasch zurückgeht. Erst 15—20 Min. später tritt dann die fortschreitende Krümmung ein. Den früheren Eintritt heliotropischer Krümmung am Klinostaten bei schwachem Lichte beobachtete auch Wiesner (1878, S. 56).

heliotropische Erregung beim Beginne der Reaktion vertikal aufgestellter und horizontal beleuchteter Pflanzen ist zwar schon groß genug, um eine aus kleinen Winkeln resultierende geotropische Erregung langsam zu überwinden, nicht aber imstande, die aus der optimalen geotropischen Reizlage sich ergebende viel größere Erregung zu erreichen. Dies tritt, wie wir gesehen haben, erst nach einigen Stunden ein.

Wir haben uns bisher hauptsächlich mit dem Verlaufe der heliotropischen Reizkette beschäftigt und wollen nun auch die geotropische näher betrachten. Es ergibt sich zunächst, daß diese viel rascher verlaufen muß als jene [1]). Denn im Falle des Zusammenwirkens tritt die geotropische Reaktion ohne Verspätung ein, obwohl bereits eine gegensinnige heliotropische Erregung vorhanden ist, welche wenig später an vertikal stehenden Pflanzen eine heliotropische Reaktion in Form einer Krümmung hervorruft. Die Einwirkung des Lichtes macht sich dann auch bei den horizontal gelegten Pflanzen geltend, führt aber zunächst nicht zu einer heliotropischen Krümmung, sondern nur zur Verlangsamung der geotropischen Bewegung. — Bei Betrachtung des geotropischen Reizvorganges sei auch folgendes erwähnt. Man könnte annehmen, daß das späte heliotropische Rückkrümmen horizontal exponierter und gegensinnig geo-heliotropisch induzierter Pflanzen darin seinen Grund habe, daß die geotropische Erregung nach rascher Erreichung einer gewissen Höhe wieder etwas abnehme und nun das durch die heliotropische Reizung induzierte Krümmungsbestreben das geotropische überwinde. Dagegen sprechen die Befunde an vertikal exponierten Pflanzen; in diesem Falle müßte sich nämlich auch an diesen die geotropische „Ermüdung“ dadurch anzeigen, daß annähernd gleichzeitig oder etwas später (wegen des späteren Eintrittes der schwächeren geotropischen Reizung) ein Überwiegen des Heliotropismus stattfände, welches sich in beschleunigter Reaktion oder Verkleinerung des Winkels gegen die Lichtquelle zu äußern müßte. Tatsächlich verläuft aber die Reaktion sehr gleichmäßig [2]) und eine spätere Veränderung des resultierenden Winkels läßt sich nicht beobachten.

---

1) Dies gilt hauptsächlich für schwache, so z. B. für die kompensierende Lichtintensität, aber wie die Vorversuche S. 202/3 lehren, auch für ziemlich starke Beleuchtung.

2) Abgesehen von dem schon von Rothert (1894, S. 31) beschriebenen Oszillieren in vertikaler Ebene, das aber nach diesem Autor auch am Klinostaten stattfindet, also mit dem Geotropismus nichts zu tun hat.

Wir haben gesehen, daß das Stehenbleiben der *Avena*-Koleoptilen in der Horizontallage ganz gegen die Annahme eines geotropischen Stimmungswechsels spricht. Denn in diesem Momente sowie späterhin findet jedenfalls eine geo-heliotropische Kompensation statt. Dabei blieb noch ein Punkt unbesprochen, mit dem wir uns jetzt notwendig beschäftigen müssen. Es ist die Frage: warum findet eine Kompensation der Tropismen gerade in der Horizontalen und nicht schon früher in Lagen über derselben statt? Denn prinzipiell könnte der Stillstand in jeder beliebigen Lage eintreten. Ferner: warum bleiben die Koleoptilen bei ihrer heliotropischen Rückkrümmung in der Horizontalen stehen? Es hat sich gezeigt, daß der geotropische Reizvorgang dem heliotropischen vorläuft, daß er aber von ihm eingeholt wird und es dann zu einer heliotropischen Krümmung kommt. In diesem Momente ist also zweifellos der Heliotropismus „stärker" als der Geotropismus. Doch ist zunächst gar nicht einzusehen, warum der Heliotropismus den Geotropismus eine Zeitlang überwindet, um ihm erst dann, wenn die Horizontallage erreicht ist, gleichzukommen, und warum er, einmal überwiegend, die Pflanzen nicht über die Horizontallage hinaus in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen führt. Dazu muß bemerkt werden, daß die resultierende Stellung in der Horizontallage bei *Avena* sehr regelmäßig in zahlreichen Versuchen auftrat, daß die Pflanzen meist geradegestreckt und nur manchmal seitlich (und zwar nach beiden Seiten), also in der Horizontalebene, gekrümmt waren.

Da der Heliotropismus den Geotropismus über der Horizontalen und zwar nur hier schließlich überwindet, sind vor allem folgende Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Entweder wird der Geotropismus in Winkeln unter der Horizontalen stärker als in dieser oder es ist die heliotropische Erregung in Winkeln über derselben größer als in gleichen Winkeln unter derselben; in beiden Fällen kann es zu einem Stillstand in der Horizontallage kommen. Suchen wir so die Erklärung im Verhalten der Pflanzen in den verschiedenen Lagen zur Reizrichtung, so können wir eine weitere Erklärung aus dem zeitlichen Verlaufe der Reizvorgänge ableiten. Es könnte zu der Zeit, als die Horizontallage erreicht ist, die geotropische Erregung eben wachsen oder, was von vornherein wahrscheinlicher ist, der Heliotropismus nach Überschreitung eines kurz dauernden Maximums, welches genügt, um die Pflanzen in die Horizontale zu führen, wieder etwas abnehmen, um nun dem Geotropismus genau gleich zu kommen. Ferner ist daran zu denken,

daß der Autotropismus bis zur Horizontalen im Sinne des Heliotropismus, über diese hinaus aber gegen ihn wirkt.

Zur Klärung dieser Frage wurden einige Versuche unternommen, welche nun beschrieben werden sollen. Es wurden Serien von *Avena*-Keimlingen wie früher horizontal exponiert, der Spiegel aber nur um 22° über die Horizontale erhoben, so daß das Licht die Pflanzenachse unter einem Winkel von 45° traf, wie dies die schematische Fig. 2 *b* zeigt. Andere Pflanzen wurden bei gleicher Spiegelstellung um 45° aufwärts gedreht, so daß die Schwerkraft unter einem Winkel von 45°, das Licht unter 90° einwirkte (Fig. 2 *c*); wieder andere Koleoptilen wurden in die Stellung — 45° gebracht, wobei das Licht parallel von der Spitze her einfiel (Figur 2 *d*). Schließlich wurden Serien invers vertikal befestigt, wobei das Licht senkrecht von unten (Fig. 2 *e*) oder schief von unten (Fig. 2 *f*) einfiel. Die Lichtstärke war überall die kompensierende von 0,0475 H.-K. Es erwies sich als zweckmäßig, die nach abwärts gekehrten Pflanzen in sehr schmale berußte Zinkkästchen mit durchlochten Wänden zu pflanzen, um einem Anlegen der Koleoptilen an den Boden möglichst vorzubeugen. — Es stellte sich folgendes heraus: In allen Versuchen nahmen die Koleoptilen schließlich eine Lage senkrecht zum Lichteinfalle ein, wie dies schematisch in Fig. 2 dargestellt ist. Dabei trat in allen Fällen zunächst eine geotropische Aufkrümmung ein, welche dann entweder zurückging oder nur soweit führte, bis die Pflanzen sich in der Lage senkrecht zum Lichte befanden. Im einzelnen ist folgendes zu bemerken. Bei den inversen Pflanzen beginnt die geotropische Krümmung erst ziemlich spät und bei den einzelnen

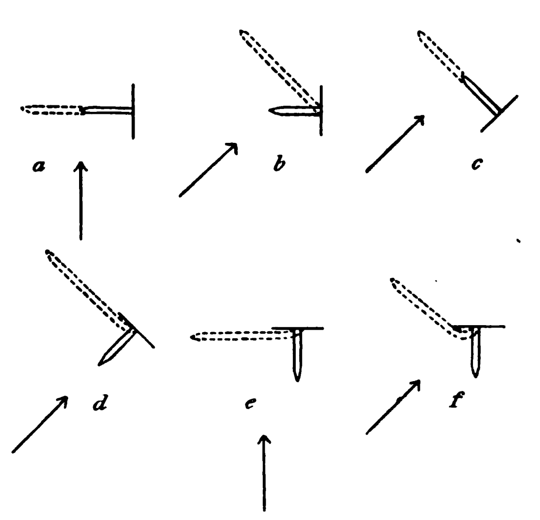


Fig. 2. Schematische Darstellung der Anfangsstellungen (ausgezogen) und Endstellungen (gestrichelt) von *Avena*-Koleoptilen bei kompensierender Lichtstärke. Die Pfeile deuten die Lichtrichtung an. Erklärung im Texte.

Pflanzen zu verschiedener Zeit; dies ist nur natürlich, da die Krümmung erst auf Grund der eintretenden Nutationen, welche die Pflanzen in eine geotropische Reizlage führen, erfolgt. Verdunkelte, invers aufgestellte Kontrollpflanzen begannen ihre Krümmungen in der durchschnittlich gleichen Zeit, doch verläuft bei ihnen die nun folgende Reaktion viel rascher, und es sind endlich die Koleoptilen über den Rand der Zinkkästchen aufgekrümmt und befinden sich von hier ab in vertikal aufrechter Stellung. Die beleuchteten Pflanzen krümmen sich hakenförmig, die Spitzen stellen sich schräg nach aufwärts, ohne aber in die Vertikalstellung zu kommen. Dabei pflanzt sich die Reaktion gegen die Basis zu fort und nun werden die Krümmungsbögen immer flacher, je mehr sich die Pflanzen der Horizontalen nähern. Sobald diese erreicht ist, strecken sich die Pflanzen gerade und sind nun nur an der Basis in rechtem Winkel gekrümmt, während sie von da ab auch dort, wo sie über das Zinkkästchen hinausragen, genau horizontal liegen. Werden aber inverse Pflanzen schief von unten beleuchtet (Fig. 2 *f*), so krümmen sie sich über die Horizontale hinaus, stehen aber schließlich im oberen Teile nicht senkrecht wie die verdunkelten, sondern schief und wieder senkrecht zum Lichteinfall. Ein Hinausgehen über die Lage senkrecht zum Lichte und ein späteres Zurückkehren in dieselbe tritt in diesen Fällen nicht ein. Es erklärt sich dies wohl daraus, daß die Endstellung erst nach Stunden erreicht wird, in welcher Zeit auch die heliotropische Erregung schon ihr Maximum erreicht haben dürfte. Daß es zu so starken geotropischen Aufkrümmungen überhaupt kommt, erklärt sich aus dem Vorlaufen des Geotropismus. In den drei anderen Versuchen (Fig. 2 *b*, *c*, *d*) liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei der Horizontallage mit Licht von unten (Fig. 2 *a*). Daß in den Fällen *b* und *d* das Licht zunächst unter 45° bezw. parallel einfällt, macht deshalb nicht viel aus, weil die anfängliche geotropische Krümmung die Pflanzen bald durch günstigere Lichtlagen in die optimale Reizlage führt. Die Pflanzen bewegen sich dann noch über sie hinaus, um aber schließlich, 4 ½—5 Stunden nach Versuchsbeginn, wieder zurückzukehren und endlich in ihr zu verweilen. Im Versuche *c* tritt ebenfalls zuerst geotropische Reaktion ein, welche die Pflanzen im oberen Teile fast senkrecht aufrichtet, doch erfolgt nach einiger Zeit wieder Rückgang in die Ausgangsstellung.

Aus den beschriebenen Versuchen ergibt sich folgendes: weder der Geotropismus noch der Autotropismus sind es, die im Ver-

suche *a* die Horizontallage bedingen. Denn es handelt sich im Prinzipe nicht um die Erreichung einer solchen, sondern nur um die Erreichung einer Lage senkrecht zum Lichteinfall. Die geotropische Neigungslage ist für den Endeffekt nicht maßgebend und der Autotropismus kann dabei gleichsinnig oder gegensinnig wirken. Die Erscheinung erklärt sich also nur aus dem Verhalten der Koleoptilen gegenüber dem einfallenden Licht. Sie nehmen stets eine zu diesem senkrechte Lage ein, sind also scheinbar transversalheliotropisch geworden. Es ergibt sich nun die schon früher aufgeworfene Frage, ob diese Tatsache im zeitlichen Verlauf der Reaktion ihren Grund habe, oder ob das Verhalten der Organe in den Quadranten ober und unter der optimalen heliotropischen Reizlage ein verschiedenes sei. Betrachten wir zunächst den zeitlichen Verlauf des Reizvorganges, so läßt sich folgendes sagen. Wenn die heliotropische Erregung nach Erreichung eines gewissen kurz dauernden Maximums etwas abnimmt und dann auf einer Höhe bleibt, welche den Geotropismus kompensiert, so wird der Vorgang erklärlich. Es würde dann die heliotropische Erregungskurve im Prinzipe mit der für die Netzhaut des menschlichen Auges entworfenen Kurve der Lichterregung übereinstimmen, welche nach den Untersuchungen von Exner und Dürr[1]) einen rasch ansteigenden Ast besitzt, der nach Erreichung eines Maximums infolge eintretender Ermüdung in einen langsam abnehmenden übergeht. Es muß aber bemerkt werden, daß in unserem Falle manches gegen ein solches Sinken der heliotropischen Erregungskurve spricht. Zunächst wäre es ein eigentümlicher Zufall, daß das Sinken stets gerade in dem Zeitpunkte eintreten sollte, in welchem die Pflanzen senkrecht zum Lichteinfall stehen. Dann ist an das Verhalten der inversen Pflanzen zu erinnern. Bei diesen wurde, wie erwähnt, ein Überkrümmen aus der einmal erreichten Lage senkrecht zum Lichteinfall nicht beobachtet. Wir suchten uns das daraus zu erklären, daß bei der stundenlang dauernden geotropischen Aufrichtung das heliotropische Erregungsmaximum schon erreicht war. Es muß aber, wie wir jetzt bemerken können, im Falle der angenommenen Erklärung nicht nur erreicht, sondern schon überschritten sein, da beim Rückgange der heliotropischen Erregung ein Überwiegen des

1) Vgl. Helmholtz, Handbuch d. physiol. Optik, 2. Aufl., Hamburg und Leipzig 1896, S. 501 ff. und W. Wundt, Grundzüge d. physiol. Psychologie, Bd. 2, 2. Aufl. Leipzig 1902, S. 196 ff.

Geotropismus eintreten müßte, das ein weiteres Aufkrümmen der Pflanzen zur Folge hätte. Da dies nicht stattfindet, fiele also das heliotropische Erregungsmaximum in die Zeit der Aufkrümmung bis zur Lage senkrecht zum Lichte, müßte aber dann während dieser Zeit zu einem vorübergehenden Stillstande oder zu einer entgegengesetzten (heliotropischen) Krümmung führen; beides wurde aber nicht beobachtet. Es spricht also manches gegen die Annahme eines Sinkens heliotropischer Erregung nach kurzem Vorhandensein eines Maximums, und wir stehen vor der letzten der früher angeführten Erklärungsmöglichkeiten. Gesetzt den Fall, daß die heliotropische Erregung nicht nur von der Intensität des Lichtes sondern auch von dessen Einfallsrichtung abhängt, derart, daß die Erregung größer ist, wenn das Licht die Koleoptilen schief von unten als wenn es sie von oben in gleichen Winkeln trifft, so lassen sich die Versuche übereinstimmend erklären. Das Vorlaufen des geotropischen Reizvorganges bringt die Pflanzen im Versuche *a* in eine Lage, in welcher das Licht sie schief von unten trifft; es dauert dies bis zur Erreichung der heliotropischen Erregungshöhe, welche im oberen Quadranten etwas größer wäre als die geotropische und daher die Pflanzen nach abwärts führt, bis sich in der Horizontalen die Tropismen kompensieren. Nimmt nun im unteren Quadranten die heliotropische Erregung ebenso rasch ab als die geotropische, so ist klar, daß die Pflanzen in der Horizontalen verbleiben müssen. — Die übrigen Fälle ließen sich analog erklären. Die inversen Pflanzen z. B. können sich im Fall *e* nicht über die Horizontale erheben, weil der Heliotropismus zu der Zeit bereits seine maximale Höhe erreicht hat und daher der Geotropismus von ihm wie im Falle *a* über der Horizontalen überwunden wird. — Man sieht also, daß unter der gemachten Voraussetzung sich das Verhalten der *Avena*-Koleoptilen erklären läßt. Inwieweit diese aber berechtigt ist, muß vorderhand dahingestellt bleiben, weil die Frage, ob der Heliotropismus nur von der Lichtintensität oder auch von der Strahlenrichtung abhängt, eine vorderhand noch ungelöste ist (vgl. Pfeffer, 1904, S. 646/47 und Jost, 1904, S. 582/84).

Kehren wir nun nach dieser längeren Abschweifung zu unserem eigentlichen Thema zurück. Es wurden noch weitere Experimente in bezug auf die Frage eines geotropischen Stimmungswechsels vorgenommen, welche nun beschrieben werden sollen. — *Avena*-Koleoptilen, welche sich nach erstlicher getropischer Aufkrümmung (in der früher beschriebenen Versuchsanstellung *a*) in die Horizontal-

lage begeben hatten, wurden, nachdem sie stundenlang in dieser belassen worden waren, um 180° gedreht. Die Pflanzen lagen dann natürlich wieder horizontal mit dem Unterschiede, daß jetzt die entgegengesetzten Flanken geo- und heliotropisch gereizt wurden. Innerhalb der normalen Reaktionszeit krümmten sich sämtliche Pflanzen nach aufwärts. Die weitere Reaktion verlief zeitlich und räumlich ganz ähnlich wie die frühere. Nachdem die geotropische Krümmung einige Stunden angehalten hatte, machte sie einer heliotropischen Platz, welche die Pflanzen wieder bis in die Horizontallage führte. Das geotropische Perzeptionsvermögen war also in dieser sichtlich nicht alteriert gewesen, indem eine Reizung der entgengesetzten Seite normal perzipiert wurde. Noch deutlicher spricht folgender Versuch. Eine Serie von *Avena*-Keimlingen, welche nach Figur 2*c* sich geotropisch gekrümmt hatten und dann in die Ausgangslage zurückgekehrt waren, wurden nach 10stündigem Verweilen in derselben horizontal gelegt, indem der Topf im Halter um 45° nach abwärts gedreht wurde. Dadurch wurden die Pflanzen in eine stärkere geotropische und schwächere heliotropische Reizlage gebracht. Sie reagierten innerhalb der normalen Zeit geotropisch und erreichten schließlich die in Fig. 2*b* dargestellte Endlage. Bei diesem Versuche wirkte der heliotropische Reiz gleichsinnig, nur etwas vermindert weiter, und trotzdem wurde eine Änderung der Neigungslage um 45° normal perzipiert.

Wie schon Czapek (1895a) angibt, krümmen sich Pflanzen, welche horizontal gelegt von vorne parallel beleuchtet werden, innerhalb der normalen Reaktionszeit geotropisch, bis sie einen nach der Spezies verschiedenen heliotropischen Grenzwinkel erreichen. Dieser Versuch wurde mit einigen Änderungen wiederholt. Diese bezweckten erstens die Pflanzen einer stärkeren Lichtquelle auszusetzen und zweitens diese längere Zeit einwirken zu lassen, bevor ein geotropischer Reiz auf jene ausgeübt wurde. Zu diesem Zwecke wurden vertikal gestellte Pflanzen von oben beleuchtet, indem aus einer der Röhren des Apparates das Licht ohne Dämpfung mittels Spiegels senkrecht nach abwärts gelenkt wurde. Die Gesamtentfernung von der ca. 25 H.-K.-Tantallampe betrug 50 cm, das Licht also ca. 100 H.-K. In dieser Aufstellung verweilten die Pflanzen durch 4 Stunden und wurden nun rasch vor die Mitte einer anderen Lichtöffnung des Apparates genau horizontal gelegt. Die Entfernung von der Lampe betrug 33 cm, die Lichtstärke also 225 H.-K. Nach 40—45 Minuten, gleichzeitig mit verdunkelten zu gleicher

Zeit horizontal gelegten Kontrollpflanzen, begann eine geotropische Aufrichtung der Spitzen, welche bewies, daß eine Ausschaltung des Geotropismus durch das Verweilen im Parallellicht nicht stattgefunden hatte. Die anfängliche Krümmung der Spitze pflanzte sich nach rückwärts fort, wobei erstere wieder etwas zurückging; 24 Stunden nach Beginn des Versuches waren die Pflanzen geradegestreckt und lagen in kleinen Winkeln über der Horizontalen. Mit Hilfe eines geraden Drahtes, welcher zu Beginn des Versuches mit den Pflanzen parallel am Topfrande befestigt worden war, konnten die Winkel gemessen werden; sie betrugen 5—10°. Es scheinen also meine Versuchspflanzen[1]) lichtempfindlicher gewesen zu sein als die Czapeks, welcher bei optimaler Lichtstärke einen heliotropischen Grenzwinkel von 20° erhielt.

Konnte aus allen diesen Versuchen erschlossen werden, daß ein Wechsel im Geotonus bei heliotropischer Reizung nicht stattfindet, so war es noch von Interesse festzustellen, wie sehr die Lichtstärke von der kompensierenden abweichen müsse, um einerseits rein heliotropische, anderseits rein geotropische Endeffekte zur Folge zu haben. Auch wurde untersucht, welche Lichtintensitäten bei *Avena* überhaupt noch zu einer Krümmung führen, also die heliotropische Reizschwelle darstellen, um beurteilen zu können, um wieviel größer die zur Kompensation des Geotropismus nötige Lichtstärke sei.

Die erste Frage konnte sehr einfach durch Variieren der Distanzen gelöst werden. Es wurden von unten beleuchtete Pflanzen in den Entfernungen 50 cm (doppeltes Licht = 0,0950 H.-K.) und 35 cm (vierfaches Licht = 0,19 H.-K.) wie früher exponiert. Es zeigte sich, daß nach anfänglicher geotropischer Aufrichtung, welche in der normalen Reaktionszeit auftrat und im ersten Falle weiter führte als im zweiten, die Pflanzen zurück gingen und sich über die Horizontale hinaus bewegten. Bei doppelter Lichtstärke verhielten sich nicht alle Pflanzen gleich. Ein Teil derselben stellte sich schließlich in die Lichtrichtung, ein anderer blieb in Winkeln, die bis zu 30° von dieser abwichen, stehen. Letzteres läßt sich wohl auf individuelle Verschiedenheiten in der heliotropischen Empfindlichkeit zurückführen; nur die stärker lichtempfindlichen Indivi-

1) Verwendet wurde eine aus Erfurt bezogene leicht keimende Hafersorte „Columbus". Andere Sorten weisen nicht die ganz gleiche Lichtempfindlichkeit auf und benötigen daher auch zur Kompensation des Geotropismus etwas abweichende Lichtstärken.



duen gelangen in die Lichtrichtung. Bei vierfacher Lichtstärke stellen sich alle Pflanzen senkrecht nach abwärts. Bei halber Lichtintensität (0,0237 H.-K.) ist der geotropische Endeffekt ein vollständiger, doch verläuft die Krümmung bedeutend langsamer und zunächst in flacheren Bogen als bei verdunkelten Kontrollpflanzen.

Die Lichtintensität, welche hinreicht, um die Keimlinge in die Lichtrichtung zu führen, ist tatsächlich eine sehr geringe. Es kann daher nicht verwundern, daß die früheren Autoren bei Verwendung stark lichtempfindlicher Objekte rasche Einstellung der Pflanzen in die Lichtrichtung erhielten, da sie mit viel stärkeren Lichtintensitäten arbeiteten. Anderseits ist es nur natürlich, wenn Richter (1906) bei im Prinzipe gleicher Versuchsanstellung unter Verwendung einer Lichtintensität von 0,0041 N.-K.[1]) rein geotropische Aufrichtung von Erbsenkeimlingen in reiner Luft erhielt. Diese Beleuchtungsstärke war eben zu gering, um den Geotropismus zu überwinden, und es darf daher der Versuch nicht gegen die Resultate der früheren Autoren, welche bedeutend höhere, wenn auch noch lange nicht „sehr starke" Lichtintensitäten verwendeten, angeführt werden.

Invers vertikal gestellte Pflanzen, die von unten mit vierfachem Lichte beleuchtet wurden, krümmten sich erst geotropisch verschieden stark und nach verschiedenen Seiten auf. Dann ging die Krümmung wieder zurück, jedoch nicht vollständig, sodaß die Pflanzen schließlich nach abwärts gerichtet waren, aber mit den Spitzen von der Vertikalen etwas abwichen. Es erklärt sich dies daraus, daß die Circumnutation der Koleoptilen diese immer wieder in geotropische Reizlagen bringt, was infolge des Vorlaufens des Geotropismus zu Krümmungen führen muß. Deshalb mußte Hering (1904) relativ starke Lichtquellen verwenden, um *Avena*-Koleoptilen genau invers zu halten. Bei den Versuchen dieses Autors mag auch die reflektierende Wirkung des weißen (?) Stramins, mit dem die Töpfe überzogen waren, gestört haben.

Über die heliotropische Reizschwelle von *Avena*-Koleoptilen liegen bisher Angaben nicht vor (vgl. Figdor, 1893). Dieselbe wurde durch sukzessives Herabgehen in der Lichtstärke ermittelt. Es zeigte sich, daß bei einer Intensität von 0,0004 H.-K. vertikal aufrecht stehende Pflanzen nach 24 Stunden eben keine Krümmung zum

1) Richtiggestellt nach der Angabe 0,000 000 41 N.-K., S. 45.

zum Lichte mehr zeigten, wogegen Pflanzen, die unter Ausschluß einseitiger Schwerewirkung am Klinostaten bei einer Lichtstärke von 0,000008 H.-K. rotierten, nach 24 Stunden von der zum Lichteinfall senkrechten Ausgangslage um 30°, 35°, 35° und 50° abgewichen waren. Die Reizschwelle liegt also noch unter 0,000008 H.-K und es muß daher *Avena* als ein außerordentlich lichtempfindliches Objekt bezeichnet werden. Daß aufrechtstehende Keimlinge, bei denen der Geotropismus einer heliotropischen Krümmung entgegenwirkt, aber tatsächlich ebenso lichtempfindlich sind wie rotierende welche nur den Autotropismus zu überwinden haben, konnte bei *Avena* deutlich beobachtet werden. Es trat nämlich bei Pflanzen, welche neben den Klinostatenpflanzen fix aufgestellt waren, zu gleicher Zeit wie an diesen eine sehr geringe Spitzenkrümmung gegen das Licht zu auf, welche aber rasch wieder zurückging, worauf die Koleoptilen in aufrechter Stellung verblieben. Der Lichtreiz war also perzipiert worden und führte zu einer Reaktion, welche durch den Geotropismus aber rasch wieder ausgeglichen wurde. — Der angestellte Versuch lehrt, daß die Lichtstärke, welche zur Kompensation des Geotropismus bei *Avena* nötig ist, wenn sie auch gering ist, doch noch das ca. 6000fache der Lichtstärke beträgt, welche eben noch heliotropische Krümmungen hervorzurufen imstande ist.

Es seien nunmehr Versuche beschrieben, welche in derselben Weise wie bei *Avena* mit Keimpflanzen von *Brassica Napus* und zwar mit etiolierten Hypokotylen angestellt wurden. Es sei gleich vorausgeschickt, daß die Resultate im wesentlichen die gleichen waren wie bei *Avena*, wenn auch das Verhalten der *Brassica*-Hypokotyle im einzelnen Abweichungen bietet. Wichtig ist vor allem die Tatsache, daß auch bei *Brassica* eine Kompensation von Geotropismus und Heliotropismus erzielt werden kann, wenn diese Reize parallel gegensinnig auf die Hypokotyle wirken. Als Lichtintensität, welche imstande ist, durch Induktion von Heliotropismus den Geotropismus zu kompensieren, wurde experimentell diejenige ermittelt, welche 2 Mattscheiben in der Distanz von 90 cm lieferten. Dieselbe beträgt nach Abzug der Spiegelabsorption 0,4513 H.-K. Von den zahlreichen mit dieser Beleuchtungsstärke angestellten Versuchen sei einer in Kürze beschrieben. Es wurden aufgestellt: a. Pflanzen horizontal von unten beleuchtet, b. Pflanzen horizontal verdunkelt und c. Pflanzen vertikal seitlich von Horizontallicht beleuchtet. Der Versuch wurde um

10 Uhr vorm. begonnen; 10 Uhr 40—45 Min. begann bei *a* und *b* gleichzeitig geotropische Spitzenkrümmung, 10 Uhr 50—55 Min. trat die heliotropische Reaktion bei *c* ein. Die geotropischen Krümmungen verlaufen bis 11 Uhr 45 Min. fast gleich schnell bei a und b nur sind die verdunkelten Pflanzen in schärferem Knie aufgebogen. Um 12 Uhr erreichen letztere im oberen Drittel bis zur oberen Hälfte eine vertikal aufrechte Lage, während die beleuchteten Pflanzen in einer Lage von 50°—70° über der Horizontalen stehen blieben und in dieser weitere 1½—2 Stunden verweilten. 1½—2 Uhr begannen die Spitzen dieser Pflanzen sich heliotropisch zu krümmen und nahmen eine individuell verschiedene Lage ein, indem einige sich horizontal stellten, andere verschieden stark nach abwärts neigten. Zeigten die *Brassica*-Keimlinge bisher in ihrem Verhalten die größte Ähnlichkeit mit *Avena*-Koleoptilen, so tritt nunmehr eine wesentliche Verschiedenheit auf. Die heliotropische Krümmung der Spitzen erstreckt sich nämlich nur ½ cm bis höchstens 1 cm nach rückwärts und schreitet nicht weiter gegen die Basis zu fort. Wir können also an den Hypokotylen 3 Zonen unterscheiden: eine ca. 1 cm lange nicht mehr krümmungsfähige und daher horizontale an der Basis, dann ein 50—70° aufgerichtetes Mittelstück und schließlich die horizontale oder etwas nach abwärts neigende Spitze. Dieses S-förmige Aussehen behalten die Keimpflanzen nun dauernd bei, obwohl sie erheblich wachsen (von 1½—2 auf 5—7 cm Länge), da die Zuwachszonen hinter der geneigt bleibenden Spitze stets die Lage des schief aufwärts stehenden Mittelstückes einnehmen, sodaß sie dieses fast geradlinig fortsetzen. Das Verhalten der Pflanzen änderte sich auch dann nicht, wenn sie weitere 40 Stunden in ihrer Aufstellung belassen wurden. — Die seitlich beleuchteten Pflanzen waren nach 24 Stunden in flachen Bogen gekrümmt. Diese begannen ca. 1 cm über der Basis und ihre Sehnen schlossen mit der Horizontalen die Winkel 40°, 45°, 47°, 50° ein. Der Durchschnittswert betrug also 45°, in anderen Versuchen 47° und 50°. — Zu den Versuchen sei noch folgendes bemerkt. Es erfolgt wie bei *Avena* in der Horizontallege ein starkes Vorlaufen des Geotropismus. Die zur Kompensation des letzteren nötige heliotropische Erregung tritt um 2½—3 Stunden später ein als die zur Überwindung kleiner geotropischer Winkel erforderliche. Gegen die Annahme einer Ausschaltung des Geotropismus spricht sowohl das Verhalten der horizontal exponierten wie der vertikal aufgestellten Pflanzen. Bei den ersteren tritt zum

Unterschiede von *Avena* die von vornherein zu erwartende Tatsache ein, daß in dem Momente, wo der Geotropismus durch den Heliotropismus kompensiert wird, die Pflanzen in der erreichten Lage weiterwachsen. Auffallend ist aber, daß die Spitzen der Hypokotyle dabei heliotropisch horizontal bis schief abwärts gekrümmt sind und bleiben. — Die vertikal aufgestellten und horizontal mit gleichem Lichte beleuchteten Pflanzen stellen sich annähernd in den zu erwartenden Grenzwinkel und nicht in die Lichtrichtung ein.

Von weiteren mit *Brassica* vorgenommenen Versuchen seien noch folgende beschrieben. Am Klinostaten (Versuchsanordnung wie bei *Avena*) erfolgt bei der kompensierenden Lichtstärke vollständiges Einstellen der Hypokotyle in die Lichtrichtung; es wird also der Autotropismus noch gänzlich überwunden. Derselbe macht sich erst bemerkbar, wenn Pflanzen am Klinostaten rotierend mit einer Lichtstärke von 0,00071 H.-K. beleuchtet werden. Bei dieser Beleuchtung waren die Pflanzen nach 24 Stunden nur um kleine Winkel von der Ausgangslage abgewichen. Bei einer Lichtstärke von 0,0014 H.-K. reagieren aufrecht stehende Pflanzen eben nicht mehr. Das kompensierende Licht ist demnach mehr als 600 mal stärker als dasjenige, welches am Klinostaten noch eine deutliche Krümmung herbeiführt. — Bezüglich der Grenzen, innerhalb welcher das Licht kompensierend wirkt, verhält sich *Brassica* insofern etwas abweichend von *Avena*, als hier halbes Licht noch keinen vollständigen geotropischen Endeffekt zur Folge hat, sondern nur eine Verkleinerung des Grenzwinkels gegen die Vertikale. Dieser beträgt dann 10—20° gegenüber 20—40° beim Versuche mit 0,4513 H.-K. Das doppelte Licht dagegen führt die Pflanzen in die Lichtrichtung, jedoch nach erheblicher geotropischer Aufrichtung. Mit einer 32 H.-K. Nernstlampe in der eingangs für *Avena* beschriebenen Versuchsanordnung von unten beleuchtet stellten sich horizontal exponierte *Brassica*-Hypokotyle nach 4 Stunden in die Lichtrichtung ein, ohne daß eine anfängliche geotropische Aufkrümmung der Spitze mit Sicherheit zu beobachten gewesen wäre. — Hypokotyle, die mit viermal so starkem Lichte, als zur Kompensation nötig ist, in invers senkrechter Lage stundenlang gehalten worden waren, krümmten sich, als der Topf um 90° gedreht wurde, sodaß die Pflanzen jetzt rechtwinklig vom Lichte getroffen wurden, innerhalb der normalen Reaktionszeit geotropisch auf, um dann erst in die Lichtrichtung zurückzukehren. Ihr geotropisches Perzeptionsvermögen war also durch die Beleuchtung nicht beeinflußt worden.

Lepidium sativum verhält sich im Prinzipe wie *Brassica Napus*. Bei einer Lichtstärke von 0,5735 H.-K. erfolgt die Kompensation der Tropismen, wobei die Hypokotyle eine bleibende S-förmige Krümmung annehmen. Der zeitliche und räumliche Verlauf der Reaktionen ist dem von *Brassica* sehr ähnlich. Horizontallicht von gleicher Stärke hatte heliotropische Krümmungen zur Folge, deren Bogensehnen mit der Horizontalen die Winkel 55°, 50°, 54°, 52°, also im Durchschnitt einen Winkel von 52° einschlossen.

Agrostemma Githago-Hypokotyle weichen in ihrem Verhalten dadurch etwas von den bisher beschriebenen Pflanzen ab, als hier kein so starkes Vorlaufen des Geotropismus stattfindet. Die geotropische Reaktionszeit horizontal gelegter Pflanzen beträgt 1 Std. 30—40 Min., die heliotropische aufrecht stehender horizontal beleuchteter Pflanzen bei der verwendeten geringen Lichtintensität, welche zur Kompensation führt, ca. 2 Stunden. Letztere beträgt 0,8533 H.-K. Werden Pflanzen horizontal gelegt und von unten beleuchtet, so krümmen sie sich zwar an den Spitzen in der normalen Reaktionszeit geotropisch, doch schreitet diese Reaktion ungemein langsam und nur wenig fort. 3 Stunden nach Versuchsbeginn sind verdunkelte Kontrollpflanzen im obersten Drittel rechtwinklig aufgebogen, während zu gleicher Zeit die beleuchteten Pflanzen wieder in der Horizontalen oder mit den Spitzen etwas nach abwärts gekehrt liegen. Es kommen so ganze flache S-förmige Krümmungen zu stande, da die leichte geotropische Krümmung nach rückwärts fortschreitet. Schließlich strecken sich die Pflanzen gerade und liegen horizontal, wobei nur die Spitzen manchmal etwas nach abwärts, manchmal auch etwas nach aufwärts abweichen. Wie man sieht, verhalten sich *Agrostemma*-Hypokotyle schließlich ähnlich wie *Avena*-Pflanzen. Doch liegt ein wesentlicher Unterschied darin, daß sich erstere von allem Anfang an nur wenig aus der Horizontallage entfernen. Es nehmen also hier die geo- und heliotropische Erregung viel gleichmäßiger zu, sodaß die Kompensation, wenn auch nicht ganz, so doch annähernd gleich zu Beginn besteht. Das anfängliche geotropische Aufkrümmen wird schon dadurch bedingt, daß ja die geotropische Reaktionszeit eine kürzere ist als die heliotropische. Doch äußert sich die heliotropische Erregung darin, daß die Krümmung kaum fortschreitet. Hat erstere ihren Höhepunkt erreicht, so kommt ein Ausgleich der geotropischen Reaktion zu stande. Das Verhalten der Spitzen führt aber dazu, daß man nicht wie bei *Avena* den Eindruck einer besonderen

Bevorzugung der Lage senkrecht zum Lichte gewinnt. Daß eine solche nicht stattfindet. erkennt man am besten, wenn man *Agrostemma*-Keimlinge in Lagen und Beleuchtungsverhältnisse bringt wie früher *Avena*. Vertikal inverse Pflanzen, z. B. von unten mit kompensierendem Lichte beleuchtet, zeigen erst nach Stunden schwache Krümmungen der Spitzen, welche aber nicht weiter führen, sodaß die Pflanzen schließlich fast senkrecht oder mit etwas schiefer Spitze nach abwärts gekehrt stehen. Verdunkelte Kontrollpflanzen krümmen sich in gleicher Zeit vollkommen geotropisch auf. Werden Pflanzen in die Stellung Fig. 2*b* gebracht, so ist ihre Endstellung von der von *a* kaum verschieden. — Die vertikal exponierten und seitlich beleuchteten Pflanzen beginnen sich, wie erwähnt, erst nach ca. 2 Stunden zu krümmen und zeigten schließlich (nach 24 Stunden) einen Durchschnittswinkel von 43°, in einem anderen Versuche von 53°, gemessen in Winkeln der Krümmungsbogensehnen über der Horizontalen. — Am Klinostaten erfolgt bei gleichem Lichte Einstellung in die Lichtrichtung.

War bisher mit Pflanzen gearbeitet worden, deren heliotropische Empfindlichkeit eine sehr hohe ist, welche also auch bei geringen Lichtintensitäten rasch reagieren und dabei entgegenwirkenden Geotropismus mehr oder weniger unterdrücken, so sollte schließlich noch untersucht werden, wie sich bei gleicher Versuchsanstellung „stärker geotropisch als heliotropisch empfindliche“ Pflanzen verhalten würden. Zu diesen gehören bekanntlich *Helianthus anuus*. Es wurden folgende Versuche mit etiolierten Hypokotylen gut reagierender junger Keimpflanzen vorgenommen. Zunächst wurde mit dem für die anderen Pflanzen verwendeten Apparate gearbeitet, wobei sich herausstellte, daß erst bei einer Intensität des Lichtes von ca. 100 H.-K. (die freie 25 H.-K. Tantallampe auf 50 cm Entfernung) eine tropistische Einwirkung desselben auf horizontal gelegte, von unten beleuchtete Pflanzen zu bemerken ist. Die 3 verwendeten Versuchspflanzen krümmten sich nach ca. 45 Min. geotropisch; bei zwei derselben führte die Reaktion schließlich nach $5^1/_2$ Stunden in die Vertikalstellung, während die dritte, nachdem sie einen Winkel von ungefähr 70° über der Horizontalen erreicht hatte, stehen blieb und ihre Spitze horizontal stellte. In dieser Lage wuchs die Pflanze weiter. Verdunkelte Kontrollpflanzen krümmen sich ebenfalls nach ca. 45 Min. geotropisch, stehen aber schon nach weiteren 2 Stunden in ihrem oberen Teile aufrecht. Aus dem Versuche geht hervor, daß die Lichtstärke von ca. 100 H.-K.

sich bereits derjenigen nähert, welche zur Kompensation des Geotropismus bei *Helianthus* nötig ist. Bei einem Individuum war letztere bereits erreicht und es verhielt sich dabei wie die *Brassica*-Keimlinge. Czapek (1895 a) hat mit *Helianthus*-Keimlingen in ganz ähnlicher Weise experimentiert, wobei er mit einem Argand-Gasbrenner auf 1 m Distanz beleuchtete und fand, daß die Pflanzen horizontal exponiert und von unten beleuchtet schließlich in einem Winkel von 45° über der Horizontalen zu stehen kamen. Bei vertikaler Aufstellung seitlich beleuchtet stellten sie sich in den gleichen Winkel ein. Daraus folgt, daß die von Czapek verwendete Beleuchtungsstärke auf seine Objekte kompensierend wirkte. Da die geotropische Reaktionszeit nach diesem Autor 3—4 mal kleiner ist als die heliotropische, ist die erstliche geotropische Krümmung ohne weiteres erklärlich. — Es wurden nun sukzessive stärkere Lichtquellen verwendet, um zu ermitteln, ob bei *Helianthus* der Heliotropismus den Geotropismus überwinden könne, derart, daß horizontal gelegte von unten beleuchtete Pflanzen sich schließlich in die Lichtrichtung einstellen. Frühere Autoren haben dies niemals beobachtet, doch waren die von ihnen verwendeten Lichtintensitäten zur Entscheidung der Frage viel zu gering. Von vornherein ist es natürlich möglich, daß sich die Pflanzen auch bei stärkster Beleuchtung nicht nach abwärts wenden, wenn nämlich das überhaupt mögliche positiv heliotropische Erregungsmaximum noch unter der Erregung bei normaler geotropischer Reizung in der Horizontallage liegt. Zunächst wurden Keimlinge 33 cm über einer 32 H.-K. Nernstlampe ($J = 288$ H.-K.), welche ihr Licht senkrecht nach aufwärts warf, horizontal befestigt. Der Brenner war wie bei den eingangs für *Avena* beschriebenen Versuchen mit einem kurzen geschwärzten Blechzylinder umgeben. Zur Abhaltung der Wärmestrahlen war ein Wasserbassin mit Spiegelglasboden, durch welches seitlich Kühlschlangen führten, dazwischengeschaltet worden. Nach 1½ Stunden, um ½ Stunde später als bei verdunkelten Kontrollpflanzen, begann eine geotropische Krümmung, welche sehr langsam fortschritt und nach weiteren 5 Stunden stehen blieb. Erst jetzt war also das heliotropische Erregungsmaximum erreicht, um 2½ bis 3½ Stunden später als nach Czapek bei aufrechter Stellung die Reaktion beginnt, und nun stellten die Versuchspflanzen ihre Spitzen heliotropisch horizontal oder schräg nach abwärts. Die derart gekrümmte Zone betrug ca. 1 cm. Nun wuchsen die Pflanzen S-förmig gekrümmt weiter, indem wie bei *Brassica* hinter der ge-

krümmten Spitze das Wachstum der schief aufgerichteten Mittelstücke der Hypokotyle geradlinig fortschritt. Diese Zonen begannen $^1/_2$—$1^1/_2$ cm über dem horizontalen nicht mehr krümmungsfähigen Basalteil und waren in den Winkeln 40°, 50°, 70°, 70° über die Horizontale erhoben. — Hierauf wurde in gleicher Weise mit einer Nernstlampe gearbeitet, welche bei 1 Ampère 110 Volt Spannung auf die Distanz von 33 cm eine Lichtstärke von ca. 576 H.-K. abgab. Das Resultat war fast das gleiche wie im vorhergehenden Versuche und braucht daher nicht näher beschrieben zu werden. — Schließlich wurden *Helianthus*-Keimlinge der Einwirkung des elektrischen Bogenlichtes auf geringe Distanz ausgesetzt. Zu diesem Zwecke wurden vom großen Zeißschen Projektionsapparat der Einlinsenteil entfernt, sodaß das Licht, nachdem es den Zweilinsenteil und die kühlende Wasserkammer passiert hatte, parallel gelenkt auf einen Spiegel fiel und durch diesen senkrecht nach aufwärts geworfen wurde. In die obere Öffnung des Kastens, der die optische Bank des Apparates einschließt, wurde dann eine Kartonblende von 20 cm Durchmesser geschoben, darüber die Pflanzen horizontal angebracht und mit einem Dunkelzylinder überstürzt. Der Spiegel befand sich unter ihnen, sodaß sie vom vollen Lichte getroffen wurden. Das Bogenlicht brannte mit 25 Ampère bei 45 Volt Spannung und das lichtempfindliche Papier des Aktinometers verfärbte sich an der Stelle, wo die Pflanzen sich befanden, angebracht in 8 Sekunden zur lichteren Vergleichsfarbe, gegenüber 3 Stunden bei 1 m Entfernung von einer 25 H.-K. Tantallampe. Das Licht war also in seiner Wirkung auf das Papier um 1350 mal stärker als die Tantallampe. Dies würde einer Kerzenstärke von 33,750 entsprechen, doch muß bemerkt werden, daß diese Angabe insofern nicht richtig ist, als das Bogenlicht viel mehr chemische Strahlen enthält als die Tantallampe. Mit einem Bunsenschen Photometer hätte man jedenfalls eine bedeutend kleinere Zahl ermittelt. Anderseits ist für unsere Zwecke gerade die Verwendung des Aktinometers sehr vorteilhaft, da ja auch für den Heliotropismus die chemische Strahlen maßgebend sind. — Die Pflanzen verhielten sich folgendermaßen. Um 10 Uhr 45 Min. exponiert, begannen sie sich um 12 Uhr 30 Min., also nach 1 Stunde 45 Min., geotropisch zu krümmen, während verdunkelte Kontrollpflanzen bereits nach 1 Stunde reagierten. Sechs Stunden nach Beginn des Versuches (es wurde solange gearbeitet, bis die Kohlen ausgebrannt waren, und stets kontrolliert, daß das Licht gleichmäßig brenne) waren die Pflanzen an der

Basis ½—1 cm horizontal, dann in Winkeln von 20°, 23°, 5°, 43° in fast gerader Richtung über die Horizontale erhoben und an ihren Spitzen in einer Zone von ca. 1 cm nach abwärts geneigt. Die Kontrollpflanzen waren schon 2 Stunden nach Krümmungsbeginn in der oberen Hälfte senkrecht aufgerichtet. Der Versuch beweist, daß auch bei sehr starkem Lichte die Pflanzen nicht veranlaßt werden, sich in die Richtung desselben einzustellen, daß vielmehr nur die Winkel der geotropischen Erhebung dadurch verkleinert werden. Ein längeres Fortsetzen des Versuches war wegen der Gefahr einer zu starken Erhitzung der rückwärtigen Teile des Apparates nicht möglich.

VI. Zusammenfassung.

Versuchen wir die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchung in Kürze zusammenzufassen, so können wir folgendes sagen.

1. Geotropismus und Heliotropismus lassen sich, wenn die Reize parallel gegensinnig, jeder unter 90°, an parallelotropen Pflanzenteilen angreifen, bei richtiger Wahl der Beleuchtungsstärke kompensieren. Die zur Kompensation notwendige Lichtintensität ist bei stark heliotropischen Pflanzen eine sehr geringe. Sie beträgt bei den Versuchobjekten:

Koleoptilen	von	*Avena sativa* . .	0,0475	H.-K.
Hypokotyle	„	*Brassica Napus* .	0,4513	„
„	„	*Lepidium sativum* .	0,5735	„
„	„	*Agrostemma Githago*	0,8533	„

2. Läßt man das Licht in gleicher Stärke senkrecht zur Schwerkraft einwirken (Pflanze vertikal, Licht horizontal) so erhält man eine resultierende Stellung, welche zwischen beiden Richtkräften annähernd die Mitte hält, also um ca. 45° von diesen abweicht. Bei Ausschluß einseitiger Schwerewirkung (an Klinostaten) erfolgt dagegen Einstellung in die Lichtrichtung.

3. Die Pflanzen haben in ihrer schließlichen Ruhelage ihre geotropischen Eigenschaften nicht eingebüßt.

4. Aus dem Gesagten ergibt sich, daß im Falle des Zusammenwirkens von Geotropismus und Heliotropismus keine Ausschaltung des ersteren, bezw. kein geotropischer Stimmungswechsel stattfindet, wie ihn manche Autoren angenommen haben.

5. Als weitere Tatsache ergibt sich aus den Versuchen der bedeutend raschere Verlauf der ganzen geotropischen Reizkette gegenüber der heliotropischen bei kompensierender oder überhaupt schwacher Lichtstärke, der sich in einem Vorlaufe der geotropischen Reaktion im Falle der antagonistischen Wirkung der Tropismen äußert. Dies hängt damit zusammen, daß

6. die heliotropische Erregung mit dem Momente des Reaktionseintrittes im Falle alleiniger oder erstlicher heliotropischer Reizung noch lange nicht ihren Höhepunkt erreicht hat, vielmehr bei geringen Lichtintensitäten die denselben entsprechenden maximalen Erregungshöhen erst um Stunden später eintreten.

Das Gesagte gilt natürlich zunächst nur für die Versuchspflanzen; doch ist auch an parallelotropen Teilen anderer Pflanzen ein prinzipiell gleiches Verhalten zu erwarten.

Zum Schlusse fühle ich mich verpflichtet, dem hohen k. k. österreichischen Ministerium für Kultus und Unterricht für die gütige Gewährung eines Reisestipendiums meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Leipzig, Botanisches Institut der Universität.
Ende März 1907.

Literatur-Verzeichnis.

Czapek, F. (1895 a), Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien, Mathemat.-naturwiss. Kl., Bd. CIV, 1895.

— (1895 b), Die Richtungsursachen der Seitenwurzeln usw. Ebenda, Bd. CIV, 1895.

Darwin, Ch. (1881), Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Stuttgart 1881.

Dutrochet, H. (1824), Recherches anatom. et physiolog. etc. Paris 1824.

Figdor, W. (1893), Versuche über die heliotropische Empfindlichkeit der Pflanzen. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. CII, 1893.

Fitting, H. (1905), Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905.

Hering, G. (1904), Untersuchungen über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904.

Jost, L. (1904), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

Mohl, H. v. (1851), Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Braunschweig 1851.

Müller-Thurgau, H. (1876), Über Heliotropismus. Flora 1876.

Němec, B. (1901), Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901.

Noll, F. (1892), Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Oltmanns, F. (1892), Über photometrische Bewegungen der Pflanzen. Flora 1892.

— (1897), Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.

Pfeffer, W. (1881), Pflanzenphysiologie II. 1. Aufl., Leipzig 1881.

— (1904), Pflanzenphysiologie II. 2. Aufl., Leipzig 1904.

Richter, O. (1906), Über den Einfluß verunreinigter Luft auf Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. CXV, 1906.

Rothert, W. (1894), Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VII, Heft 1, 1894.

Stahl, E. (1894), Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1884.

Vöchting, H. (1888), Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeit., Bd. 46, 1888.

Wiesner, J. (1878), Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche. Denkschr. d. math.-naturw. Kl. d. Kais. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. XXXIX, 1878.

Über das Verhältnis der in den Zwiebeln von Allium Cepa vorkommenden Zuckerarten.

Von

W. Wächter.

In der Literatur begegnen wir fast allgemein der Angabe, daß der Zucker in den Zwiebeln als Glykose gespeichert ist; R. Kayser[1]) wies als erster darauf hin, daß neben der Glykose noch Rohrzucker vorhanden sei, und E. Schulze und S. Frankfurt[2]) fanden zwar große Mengen eines nicht direkt reduzierenden, invertierbaren Zuckers, konnten aber nachweisen, daß dieser Zucker kein Rohrzucker sei. Diese Angabe glaubt in neuerer Zeit V. Grafe[3]) auf Grund mikrochemischer Untersuchungen bestätigen zu können. Wenn Grafe aber, obwohl er eine Maltosazonbildung nicht beobachten konnte, trotzdem annimmt, daß der invertierbare Zucker wahrscheinlich Maltose sei, so kann das m. E. schon darum nicht zutreffen, weil Maltose Kupfersalze, wenn auch schwerer als Glykose, reduziert. Nach den Vorschriften der Nahrungsmittelchemiker wird zu Bestimmung der Glykose zwei Minuten und zur Bestimmung der Maltose vier Minuten mit Fehlingscher Lösung gekocht. Eine von mir in dieser Weise ausgeführte Analyse ergab die gleiche Menge Cu in beiden Fällen. — Ich will nun keineswegs in Abrede stellen, daß Maltose überhaupt nicht in den Zwiebeln vorkommt — finden wir doch nach Grafe (a. a. O.) z. B. in noch nicht ausgetriebenen Zwiebeln neben Dextrose keine Fruktose, während

1) R. Kayser, Über das Vorkommen von Rohrzucker und einiger seiner Umwandlungsprodukte im Organismus der Pflanzen. Landwirtschaftl. Versuchsstat., 1883, Bd. XXIX, S. 469.

2) E. Schulze u. S. Frankfurt, Über die Verbreitung des Rohrzuckers usw. Zeitschr. f. physiol. Chemie, XX, 1895, S. 531.

3) V. Grafe, Studien über den mikrochem. Nachweis verschied. Zuckerarten usw. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, 1905, 114.

später, wenn die Blätter bereits entwickelt sind, auch Fruktose vorhanden ist.

Bei der großen Schwierigkeit, die einzelnen Zuckerarten zu isolieren, darf es uns nicht wundern, wenn selbst bei einer so alltäglichen Pflanze, wie der Zwiebel, unsere phytochemischen Kenntnisse so lückenhaft sind; eine Identifizierung der Zuckerarten in Gemischen ist kaum möglich, und ich habe mich darum lediglich darauf beschränkt, den direkt reduzierenden und den invertierbaren Zucker zu bestimmen. Da es sich doch wohl im wesentlichen um zwei Zuckerarten handelt, so konnten für die vorliegenden Untersuchungen eventuell vorhandene kleinere Mengen anderer Zuckerarten unberücksichtigt bleiben.

Um eine Vorstellung über die physiologische Bedeutung dieser beiden Zuckerarten zu gewinnen, ist es von Wichtigkeit, zunächst alle diejenigen Bedingungen kennen zu lernen, unter denen diese Zuckerarten entstehen, sich gegenseitig ersetzen können usw., kurz alle Einflüsse zu studieren, die zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Umständen für die Bildung, den Transport und Umsatz der Kohlenhydrate von Bedeutung sein können. In einer früheren Arbeit[1]), in der ich einige Untersuchungen über den Austritt von Zucker aus den lebenden Zellen unter verschiedenen Bedingungen veröffentlichte, teilte ich einige beiläufig ausgeführte Analysen mit, aus denen zu entnehmen war, daß das Verhältnis beider Zuckerarten je nach den Umständen schwankte. Es schienen mir diese beiläufigen Beobachtungen für die Kenntnis der Stoffwechselvorgänge in der Zwiebel nicht ohne Interesse zu sein, und ich teile in folgendem einige Untersuchungen mit über den Einfluß der Temperatur auf das Verhältnis der Zuckerarten und über die Veränderungen beim Austreiben der Zwiebel.

I. Über den Einfluß der Temperatur.

Früher (a. a. O. S. 186) fand ich, daß bei einer Verminderung der Temperatur von 12° C auf 4° C keine Veränderung in der Zusammensetzung — was die Zuckerarten anbelangt — der Zwiebel stattfand, und daß nach 14tägiger Einwirkung einer Temperatur von 33° C eine erhebliche Abnahme des direkt reduzierenden Zuckers zugunsten des invertierbaren Zuckers zu konstatieren war.

1) W. Wächter, Über den Austritt von Zucker usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1905.

Wie aus den hier mitzuteilenden Analysenergebnissen hervorgeht, konnte ich die seiner Zeit an wenigen Exemplaren gemachten Beobachtnngen vollauf bestätigen.

Einfluß niedriger Temperatur auf nicht ausgetriebene Zwiebeln.

1. „Schwefelgelbe Holländer", 11. Februar. Die Zwiebel wurde dem Kellervorrat entnommen und sofort analysiert. Im Keller herrschte den ganzen Winter hindurch eine fast konstante Temperatur von +5—6° C, wie am Tage der Analyse.

Es wurden gefunden: 10,8% Cu = ca. 5,4% Gesamtzucker; 7,1% Cu = ca. 3,55% reduz. Zucker, 3,7% Cu = ca. 1,85% invert. Zucker. Verhältnis des reduz. zum invert. Zucker 1 : 0,52[1]).

2. „Zittauer Riesen", 11. Februar. Ebenfalls +5—6° C.

Es fanden sich: 14,4% Cu = ca. 7,2% Gesamtzucker; 6,0% Cu = ca. 3,0% reduz. Zucker; 8,4% Cu = ca. 4,2% invert. Zucker. Verhältnis des reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 1,40.

3. „Zittauer Riesen". Zwei Zwiebeln dem Vorratsraum entnommen, in dem seit 10 Tagen eine Temperatur von +2° C herrschte. Analysiert am 29. Dezember.

Analysenergebnis: a) 12,4% Cu = ca. 6,2% Gesamtzucker; 5,1% Cu = ca. 2,55% reduz. Zucker; 7,3% Cu = ca. 3,65% invert. Z. Verh. d. red. Z.: invert. Z. 1 : 1,43; b) 18,3% Cu = ca. 9,15% Gesamtzucker; 5,8% Cu = ca. 2,9% reduz. Zucker; 12,5% Cu = ca. 6,25% invert. Z. Verh. des reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 2,16.

4. „Zittauer Riesen". Zwei Zwiebeln einem Vorrat entnommen, der zwar mit Decken eingehüllt war, in dem aber trotzdem 10 Tage lang die Temperatur unter Null bis auf —3° C gesunken war. Analysiert am 29. Dezember: a) 12,8% Cu = ca. 6,4% Gesamtzucker; 5,2% Cu = ca. 2,6% reduz. Zucker; 7,6% Cu = ca. 3,8% invert. Zucker. Verhältnis von reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 1,46. b) 15,0% Cu = ca. 7,5% Gesamtzucker; 4,4% Cu = ca 2,2% reduz. Zucker; 10,6% Cu = ca. 5,3% invert. Z. Verh. von reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 2,41.

5. „Zittauer Riesen". Am 9. Dezember wurde eine Zwiebel aus einer Temperatur von ca. 3° C ins Laboratorium (19° C) gebracht und am 17. Dezember in eine Blechbüchse gelegt, die in einer Kältemischung stand. Am 18. Dezember zeigte das Thermometer in der Blechdose —3° C. Die Zwiebel war hart gefroren und ließ sich leicht verreiben. Die Analyse am 18. Dez. ergab: 10,5% Cu = ca. 5,25% Gesamtzucker; 5,8% Cu = ca. 2,9% reduz. Zucker; 4,7% Cu = ca. 2,35% invert. Z. Verhältnis von reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 0,81. — Die Analyse einer zweiten Zwiebel, die im Laboratorium verblieb, ergab: 13,4% Cu = ca. 6,7% Gesamtzucker; 5,9% Cu = ca. 2,95% reduz. Zucker; 7,5% Cu = ca. 3,75% invert. Zucker. Verh. v. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 1,27.

6. „Zittauer Riesen". Zwei Zwiebeln, die unbedeckt auf dem Vorratsboden etwa 10 Tage lang bis —7° C dem Frost ausgesetzt waren, wurden am 29. Dezember analysiert. Beim Durchschneiden waren die Schalen glasig und durchsichtig. a) 16,5% Cu = ca. 8,25% Gesamtzucker; 4,6% Cu = ca. 2,3% reduz. Zucker; 11,9% Cu = ca.

1) Der Zucker wurde gewichtsanalytisch als Cu bestimmt. Über die Methode siehe Wächter a. a. O.

5,95 % nvert. Zucker. Verh. reduz.: invert. Z. = 1,0 : 2,59. b) 12,9 % Cu = ca. 6,45 % Gesamtzucker; 4,5 % Cu = ca. 2,25 % reduz. Zucker; 8,4 % Cu = ca. 4,2 % invert. Zucker. Verh. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 1,87.

7. „Zittauer Riesen." Am 19. Dezember wurde eine Zwiebel aus 0° in eine Temperatur von — 3° C gebracht. Am 21. Dez. war die Temperatur auf — 7° gesunken. Aussehen der Zwiebel glasig. Am 21. Dez. analysiert: 15,8 % Cu = ca. 7,9 % Gesamtzucker. 6,0 % Cu = ca. 3 % reduz. Z.; 9,8 % Cu = ca. 4,9 % invert. Z. Verh. d. reduz. Z.: invert. Z. = 1,0 : 1,63. — Zum Vergleich wurde eine Zwiebel analysiert, die im Laboratorium verblieb: 13,55 % Cu = ca. 6,78 % Gesamtzucker; 4,05 % Cu = ca. 2,03 % reduz. Z.; 9,5 % Cu = ca. 4,75 % invert. Zucker. Verh. von reduz. : invert. Z. = 1 : 2,53.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß innerhalb der Temperaturen + 19° C bis — 7° C in dem Verhältnis der beiden Zuckerarten kein wesentlicher Unterschied zu bemerken ist, obwohl die einzelnen Zwiebeln unter sich zum Teil recht voneinander abwichen. Nach den Versuchen Müller-Thurgau's[1]) mit Kohlrabi hätte man eine Zunahme von reduzierendem Zucker erwarten sollen. — Der besseren Übersicht halber stelle ich die Analysenergebnisse in folgender Tabelle noch einmal zusammen.

Tabelle I.

Temperatur	Verhältnis von reduz. Z. : invert. Z.		Nr. des Versuchs	Monat der Analyse	Zwiebelsorten
+ 19° C	1	2,35	7 a	Dezember	Zittauer Riesen
+ 19° C	1	1,27	5 b	„	„ „
+ 5 bis 6° C	1	0,52	1	Februar	Schwefelgelbe Holländer
+ 5 bis 6° C	1	1,40	2	„	Zittauer Riesen
+ 2° C	1	1,43	3 a	Dezember	„ „
+ 2° C	1	2,16	3 b	„	„ „
— 3° C	1	1,46	4 a	„	„ „
— 3° C	1	2,41	4 b	„	„ „
— 3° C	1	0,81	5 a	„	„ „
— 7° C	1	2,59	6 a	„	„ „
— 7° C	1	1,87	6 b	„	„ „
— 7° C	1	1,63	7 a	„	„ „

Vergleichen wir nun mit diesen Zahlen die Ergebnisse aller sonst in dieser Arbeit bei ca. 19° C (Zimmertemperatur) ausgeführten Analysen, soweit es sich um noch nicht ausgetriebene Zwiebeln handelt, so finden wir folgende in der Tab. II zusammengestellten Resultate.

1) Müller-Thurgau, Über Zuckeranhäufung in Pflanzenteilen infolge niederer Temperatur. Landw. Jahrb. 1882, Bd. 11, S. 787.

Tabelle II.

Temperatur	Verhältnis von redus. Z. : invert. Z.		Nr.[1] des Versuchs	Monat der Analyse	Zwiebelsorten
ca. 19° C	1	0,56	16	März	Blaurote Braunschweiger
	1	1,15	17	April	" "
	1	0,94	18	"	" "
	1	1,55	8	Dezember	Schwefelgelbe Holländer
	1	0,83	9	"	" "
	1	1,25	10	Januar	" "
	1	0,95	11	Dezember	Zittauer Riesen
	1	2,20	14	"	" "
	1	0,75		"	" "
	1	- 0,53		"	" "
	1	0,88	13	März	" "
	1	2,08	15	"	" "
	1	1,08		Dezember	" "
	1	1,29		"	" "
	1	0,74	12	Januar	" "
	1	1,79		Dezember	" "

Man sieht aus dieser Tabelle, daß die Werte, die man bei der relativ großen Anzahl von Analysen wohl als normale bezeichnen kann, gegenüber den bei niedrigeren Temperaturen gehaltenen Zwiebeln keinen Unterschied aufweisen. Das Verhältnis von direkt reduzierendem Zucker zu dem invertierbaren Zucker schwankt von 1 : 0,52 resp. 1 : 0,53 bis 1 : 2,59 resp. 1 : 2,2.

Es ergaben sich demnach nicht so gleichmäßige Resultate, wie in den vier Analysen, die ich beiläufig in meiner früheren Arbeit (a. a. O. S. 184/85) mitteilte. Dort war das Verhältnis 1 : 1,13; 1 : 1,2; 1 : 0,90; 1 : 1,06.

Berechnet man den Durchnittswert, so erhalten wir für Tab. I das Verhältnis 1 : 1,66 und für Tab. II 1 : 1,16 und wenn wir nur die von + 5° bis — 7° C analysierten Zwiebeln der Tab. I mit den bei 19° analysierten vergleichen, so verschiebt sich der Wert für die Tab. I von 1 : 1,66 bis 1 : 1,63.

Auch wenn wir den Monat der Analyse berücksichtigen, vermögen wir aus den vorliegenden Angaben keine anderen Schlüsse zu ziehen, als daß ein Unterschied nicht festzustellen ist. Wir

1) Die nicht nummerierten Analysen wurden außer den bereits unter den betreffenden Nummern auffindbaren Analysen dieser Arbeit ausgeführt.

fanden einmal im März und niemals im Dezember das Verhältnis von reduzierendem Zucker zu invertierbarem Zucker wie 1 : 0,56 resp. 1 : 0,53 (s. Tab. II) und 1 : 0,52 im Februar (s. Tab. I), anderseits sowohl im Dezember wie im März Fälle, in denen der invertierbare Zucker über das Doppelte des direkt reduzierenden beträgt. Würde im März z. B., also zu einer Zeit, da die Ruheperiode längst vorüber ist, der nicht direkt reduzierende Zucker überwiegen, so lägen die Dinge klarer, weil — wie wir nachher sehen werden — beim Austreiben der Zwiebel der nicht reduzierende Zucker bei weitem der vorherrschende ist. Leider fehlen mir Analysen vom September bis November; ausgeschlossen ist es ja keineswegs, daß in den drei oder vier Fällen, in denen der nicht reduzierende Zucker um das Doppelte etwa überwiegt, die Zwiebeln sich in einem Zustand letzter „Reife" befinden, der für die verschiedene Sorten oder Individuen schwankt, wenn die Ruheperiode vorüber ist. Darüber liegen jedoch keine Untersuchungen vor, und sie werden auch wohl nicht so leicht angestellt werden können.

Vergleichen wir nun die Gesamtzuckermengen der bei niedriger und Zimmertemperatur analysierten Zwiebeln, so ersehen wir aus der Tab. III (S. 238), daß auch hier keine Differenzen aufzufinden sind, die irgendwie in Betracht kämen. Berechnen wir die Durchschnittszahlen aus den in dieser Tabelle aufgeführten Analysenergebnissen, so finden wir für Zwiebeln, die Temperaturen von + 5—6° C bis — 7° C ausgesetzt waren, einen Gesamtzuckergehalt (in % Cu) von 13,94 % und für Zimmertemperatur 13,42 % Cu. — Beschränken wir uns auf die Sorte „Zittauer Riesen", die im Monat Dezember analysiert wurden, so erhalten wir für Temperaturen von + 5—6° C bis — 7° C : 14,28 % Cu und für 19°: 13,45 % Cu. Also auch die absoluten Mengen des Gesamtzuckers zeigen kaum einen Unterschied, ein Umstand, auf den später noch einmal zurückzukommen ist.

Ob ein Teil der in unseren Versuchen als individuelle Verschiedenheit aufgefaßten Differenz in den Mengenverhältnissen der Zuckerarten vielleicht in dem Umstande zu suchen ist, daß die Temperaturverhältnisse vor der Analyse verschieden einwirkten, läßt sich nur durch weitere Versuche ermitteln. Nach Müller-Thurgau (a. a. O. S. 789) kann „derselbe Pflanzenteil im selben Entwicklungszustande verschiedene chemische Zusammensetzung haben", „je nach der Temperatur, welcher er vor der Analyse ausgesetzt war". — Ich habe mich vorläufig darauf beschränkt,

Tabelle III.

Temp.	Gesamt-zucker in % Cu	Nr.	Zwiebelsorte	Monat der Analyse	Temp.	Gesamt-zucker in % Cu	Nr.	Zwiebelsorte	Monat der Analyse
+5 bis 6° C	10,8	1	schw.-g. Holl.	Febr.	ca. + 19° C	13,40	5 b	Zitt. Riesen	Dezbr.
	14,4	2	Zitt. Riesen	„		13,55	7 b	„ „	„
+ 2° C	12,4	3 a	„ „	Dezbr.		11,10	16	rote Braunschw.	März
+ 2° C	13,3	3 b	„ „	„		14,00	17	„ „	April
— 3° C	12,8	4 a	„ „	„		15,70	18	„ „	„
— 3° C	15,0	4 b	„ „	„		14,80	8	gelbe Holländer	Dezbr.
— 3° C	10,5	5 a	„ „	„		13,00	9	„ „	„
— 7° C	16,5	6 a	„ „	„		13,47	10	„ „	„
— 7° C	12,9	6 b	„ „	„		14,20	11	Zitt. Riesen	„
— 7° C	15,8	7 a	„ „	„		16,00	14	„ „	„
						13,30		„ „	„
						13,16		„ „	„
						10,70	13	„ „	März
						18,20	15	„ „	„
						12,30		„ „	Dezbr.
						11,00		„ „	„
						8,50	12	„ „	Jan.
						14,17		„ „	Dezbr.

eine Anzahl Zwiebeln zu analysieren, die verschieden lange in Zimmertemperatur gelegen hatten, und deren Aufenthalt vorher ebenfalls in einem Raum von annähernd gleicher, wenn auch niedrigerer Temperatur längere Zeit hindurch währte.

8. „Schwefelgelbe Holländer", aus einem Raum von + 7° C ins Laboratorium (ca. 19° C) gebracht. Nach 24 Stunden analysiert am 23. Dezember: 14,8% Cu = ca. 7,4% Gesamtzucker; 5,8% Cu = ca. 2,9% reduz. Zucker; 9,0% Cu = 4,5% invert. Zucker. Verhältnis des red. Z.: invert. Zucker = 1 : 1,55.

9. „Schwefelgelbe Holländer", aus 7° C in 19° C; nach 5 Tagen (27. Dez.) analysiert: 13,0% Cu = ca. 6,5% Gesamtzucker; 7,1% Cu = ca. 3,55% reduz. Zucker; 5,9% Cu = ca. 2,95% invert. Zucker. Verhältnis von reduz. Z.: invert. Z. = 1,0 : 0,83.

10. „Schwefelgelbe Holländer", aus 6—7° C in 19° C gebracht. Nach 22 Tagen analysiert (am 12. Januar): 13,47% Cu = ca. 6,74% Gesamtzucker; 5,95% Cu = 2,98% reduz. Zucker; 7,52% Cu = ca. 3,76% invert. Zucker. Verh. von reduz. Z.: invert. Z. = 1,0 : 1,25.

11. „Zittauer Riesen", aus 7° C in 19° C gebracht. Nach zwei Tagen analysiert am 22. Dezember: 14,2% Cu = ca. 7,1% Gesamtzucker; 7,3% Cu = 3,65% reduz. Zucker; 6,9% Cu = ca. 3,45% invert. Zucker. Verh. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 0,95.

12. „Zittauer Riesen", aus einem Raum von 3—4° C ins Laboratorium (ca. 19°) gebracht. Nach 1 Tage analysiert am 14. März: 11,3% Cu = ca. 5,65% Gesamtzucker; 6,5% Cu = ca. 3,25% red. Z.; 4,8% Cu = ca. 2,4% invert. Zucker. Verh. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 0,74.

13. „Zittauer Riesen“, aus 6—7° C in 19° gebracht. Nach 6 Tagen (29. März): 10,7% Cu = ca. 5,35% Gesamtzucker; 5,7% Cu = ca. 2,85% reduz. Zucker; 5,0% Cu = ca. 2,50% invert. Zucker. Verh. von red. Z.: invert. Z. = 1 : 0,88.

14. „Zittauer Riesen“, aus 6—7° C in 19° C gebracht. Nach 7 Tagen analysiert (27. Dezember): 16,0% Cu = ca. 8,0% Gesamtzucker; 5,0% Cu = 2,5% reduz. Zucker; 11,0% Cu = ca. 5,5% invert. Zucker. Verh. v. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 2,2.

15. „Zittauer Riesen“, aus 6—7° C in ca. 19° C gebracht. Nach 16 Tagen analysiert (29. März): 18,2% Cu = ca. 9,1% Gesamtzucker; 5,9% Cu = ca. 2,95% reduz. Zucker; 12,3% = ca. 6,15% invert. Zucker. Verhältnis v. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 2,08.

16. „Blaurote Braunschweiger“, aus 3—4° C in ca. 19° C gebracht. Nach 3 Tagen (16. März) analysiert. 11,1% Cu = ca. 5,55% Gesamtzucker; 7,1% Cu = ca. 3,55% reduz. Z.; 4,0% Cu = ca. 2,0% invert. Zucker. Verh. v. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 0,56.

17. „Blaurote Braunschweiger“, aus 3—4° C in ca. 19° C gebracht. Nach 12 Tagen analysiert (4. April): 15,7% Cu = ca. 7,85% Gesamtzucker; 8,1% = ca. 4,05% reduz. Zucker; 7,6% Cu = ca. 3,8% invert. Z. Verh. von reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 0,94.

18. „Blaurote Braunschweiger“, aus 3—4° C in ca. 19° C gebracht. Nach 19 Tagen (11. April) analysiert: 14,0% Cu = ca. 7,0% Gesamtzucker; 6,5% Cu = ca. 3,25% reduz. Zucker; 7,5% Cu = ca. 3,75% invert. Zucker. Verh. v. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 1,15.

Fassen wir diese Zahlen kurz zusammen (s. Tab. IV), so müssen wir auch hier zugestehen, daß wir auf Grund dieser Zahlen nicht berechtigt sind, irgendwelche Schlüsse zu ziehen. Würden die ersten drei Analysen mit den letzten übereinstimmen, dann hätten wir eine gewisse Berechtigung, eine Zunahme des invertierbaren Zuckers durch die Lagerung anzunehmen, zumal auch

Tabelle IV.

nach Tagen bei 19° C	Verhältnis von reduz. Z.	: invert. Z.	Monat der Analyse	Zwiebelsorte
1	1	1,55	Dezember	Schwefelgelbe Holländer
5	1	0,83	„	„ „
22	1	1,25	Januar	„ „
1	1	0,74	März	Zittauer Riesen
2	1	0,94	Dezember	„ „
6	1	0,88	März	„ „
7	1	2,20	Dezember	„ „
16	1	2,08	März	„ „
3	1	0,56	März	Blaurote Braunschweiger
12	1	0,94	April	„ „
19	1	1,15	„	„ „

die „Zittauer Riesen“ eine Steigerung des invertierbaren Zuckers mit der Dauer der Lagerung erkennen lassen. Der Einwand, der sich gegen letztere erheben ließe, daß die Beispiele nicht einer Serie entstammten, fiele für die ersten und letzten drei Analysen fort. Leider aber stimmen die drei ersten nun nicht mit den letzten überein, sodaß wir vorläufig die hier diskutierte Frage noch offen lassen müssen, obwohl die Annahme einer Steigerung des Gehaltes an invertierbarem Zucker durch die Lagerung bei Zimmertemperatur dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß, wie wir sehen werden, höhere Temperaturen eine starke Zunahme des invertierbaren Zuckers bedingen.

Diese Tatsache hilft uns auch über das Bedenkliche einer Vergleichung individuell in ihrem Zuckergehalt schwankender Objekte hinweg. Es wäre bei weitem vorzuziehen, Stücke ein und derselben Zwiebel miteinander zu vergleichen, aber schon aus rein technischen Gründen war es vorläufig nicht möglich, in dieser Weise zu verfahren. Durchschnittene Zwiebeln trocknen sehr rasch ein und im feuchten Raum ist eine Schimmelbildung kaum zu vermeiden. Außerdem aber traten insofern bei durchschnittenen Zwiebeln Veränderungen auf, als sehr bald eine Translokation der Nährstoffe stattfindet; die älteren Schalen werden von der jungen nächstjährigen Zwiebel ausgesogen und diese beginnt anzuschwellen. Man müßte also stets die Knospen entfernen und nur die alten Schalen beobachten. Derartige Eingriffe würden aber ohne Frage — schon durch die starke Verwundung —, zumal bei längerer Versuchsdauer, Veränderungen bewirken, die von den normalen Verhältnissen zu weit abweichen.

Sehr auffällig war mir die unerwartete Widerstandsfähigkeit der Zwiebeln gegen hohe Kältegrade, besonders deshalb, weil die Gärtner sehr darauf acht geben, daß in den Vorratsräumen die Temperatur nicht unter Null sinkt. Um mich zu überzeugen, daß durch das Gefrieren der Zwiebeln keine Tötung verursacht wird, setzte ich 25 Stück der Sorte „Zittauer Riesen“ zehn Tage lang einer Temperatur von — 7° C aus und brachte sie darauf gleich ins Laboratorium. Sämtliche Zwiebeln waren lebendig geblieben und trieben aus; nur einzelne der äußeren Zwiebelschuppen waren erfroren.

Ob die Widerstandsfähigkeit gegen Frost auf bestimmte besonders „winterharte“ Varietäten beschränkt ist, habe ich nicht untersucht.

Einfluß hoher Temperaturen auf nicht ausgetriebene Zwiebeln.

19. „Zittauer Riesen". Eine Anzahl Zwiebeln wurden aus dem Keller (5—6° C) ins Laboratorium gebracht und nach einigen Tagen im Thermostaten einer Temperatur von 35° C ausgesetzt. Nach 9 Tagen wurde die erste Zwiebel analysiert. Zur Analyse wurden, wie überall, wo näheres nicht angegeben ist, nur die alten Zwiebelschuppen benutzt; die braunen trockenen Häute und die junge, für das nächste Jahr bestimmte Zwiebel wurde entfernt. Gefunden wurde (am 31. Januar): 14,7% Cu = ca. 7,35% Gesamtzucker; 4,0% Cu = ca. 2,0% reduz. Zucker; 10,7% Cu = ca. 5,35% invert. Zucker. Verh. von red. Z.: invert. Z. = 1 : 2,68.

20. „Zittauer Riesen". Die zweite Zwiebel dieser Serie wurde nach 17 Tagen analysiert (8. Febr.): 12,5% Cu = ca. 6,25% Gesamtzucker; 3,0% Cu = ca. 1,5% reduz. Zucker; 9,5% Cu = ca. 4,75% invert. Zucker. Verh. v. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 3,17.

21. „Zittauer Riesen". Die dritte Zwiebel der Serie nach 26 Tagen (17. Februar) analysiert: 11,2% Cu = ca. 5,6% Gesamtzucker; 3,4% Cu = ca. 1,7% reduz. Zucker; 7,8% Cu = ca. 3,9% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 2,29.

22. „Zittauer Riesen". Die vierte Zwiebel nach 33 Tagen analysiert (24. Febr.): 14,2% Cu = ca. 7,1% Gesamtzucker; 1,9% Cu = ca. 0,95% reduz. Zucker; 12,3% Cu = ca. 6,15% invert. Zucker. Verh. d. reduz. : invert. Z. = 1 : 6,47.

Wie die mikroskop. Untersuchung ergab, fanden sich in einzelnen Zellen Stärkekörner.

23. „Zittauer Riesen". Einige Zwiebeln aus einer Temperatur von 3—4° C im Thermostaten einer Temperatur von 44° C ausgesetzt. Einige Zwiebeln wurden zur Kontrolle im Laboratorium bei 19° C belassen. Die erste Zwiebel nach 2 Tagen analysiert (15. März): 13,4% Cu = ca. 6,7% Gesamtzucker; 5,2% Cu = ca. 2,6% reduz. Zucker 8,2% Cu = ca. 4,1% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 1,58.

Die Kontrollanalyse bei Zimmertemperatur ergab das Verhältnis von 1 : 0,74 Vgl. Vers. 12.

24. „Zittauer Riesen". Die zweite Zwiebel dieser Reihe nach 6 Tagen analysiert (19. März): 14,2% Cu = ca. 7,1% Gesamtzucker; 4,6% Cu = ca. 2,3% reduz. Zucker; 9,6% Cu = ca. 4,8% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 2,09;

25. „Zittauer Riesen". Die dritte Zwiebel der Reihe nach 10 Tagen (23. März) analysiert: 10,9% Cu = ca. 5,45% Gesamtzucker; 1,4% Cu = ca. 0,70% reduz. Zucker; 9,5% Cu = ca. 4,75% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 6,79.

In dieser Zwiebel waren die jüngsten Teile tot; die analysierten Teile lebten noch, wovon ich mich durch plasmolytische Versuche überzeugte. Die übrigen im Thermostaten noch vorhandenen Zwiebeln waren weich geworden und abgestorben.

26. „Zittauer Riesen". Diesmal wurden eine Anzahl Zwiebeln einer Temperatur von 41° C ausgesetzt, nachdem sie vorher 5 Tage lang im Laboratorium bei ca. 19° C gelegen hatten. Analysiert nach 10 Tagen (7. April): 6,9% Cu = ca. 3,45% Gesamtzucker; 0,8% Cu = ca. 0,4% reduz. Zucker; 6,1% Cu = ca. 3,05% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 3,88.

Kontrollversuche bei Zimmertemperatur ergaben ein Verhältnis von 1 : 0,88 und 1 : 2,08 (vgl. Vers. 13 u. 15).

27. „Zittauer Riesen". Eine zweite Zwiebel wurde nach 14 Tagen analysiert (11. April): 7,7% Cu = ca. 3,85% Gesamtzucker; 2,2% Cu = ca. 1,1% reduz. Zucker; 5,5% Cu = ca. 2,75% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 2,5.

28. „Zittauer Riesen". Die dritte Zwiebel nach 15 Tagen (12. April) analysiert: 8,2 % Cu = ca. 4,1 % Gesamtzucker; 1,2 % Cu = ca. 0,6 % reduz. Zucker; 7,0 % Cu = ca. 3,5 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 5,83.

Diese Zwiebel hatte während des Lagerns bis 3 cm lange Blätter entwickelt.

29. „Zittauer Riesen". Die vierte Zwiebel ebenfalls nach 15 Tagen (12. April) analysiert: 12,2 % Cu = 6,1 % Gesamtzucker; 4,4 % Cu = ca. 2,2 % reduz. Zucker; 7,8 % Cu = ca. 3,9 % invert. Zucker.

Diese Zwiebel hatte ebenfalls ausgetrieben; die Blätter waren größer als bei der vorigen. Alle übrigen Zwiebeln waren abgestorben.

30. „Blaurote Braunschweiger". Aus einer Temperatur von 3—4° C im Thermostaten einer Temperatur von 44° ausgesetzt. Die erste Zwiebel nach 3 Tagen (16. März) analysiert: 17,2 % Cu = ca. 8,6 % Gesamtzucker; 4,5 % Cu = ca. 2,25 % reduz. Zucker; 12,7 % Cu = ca. 6,35 % invert. Zucker. Verh. d. red. Z. : invert. Z. = 1 : 2,82.

Eine Kontrollanalyse einer im Zimmer gelegenen Zwiebel ergab das Verhältnis von 1 : 0,56.

31. „Blaurote Braunschweiger". Die zweite Zwiebel nach 12 Tagen (25. März) analysiert: 17,3 % Cu = ca. 8,65 % Gesamtzucker; 1,8 % Cu = ca. 0,9 % reduz. Zucker; 15,5 % Cu = ca. 7,75 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 8,61.

Die übrigen Zwiebeln waren tot.

32. „Blaurote Braunschweiger". Am 23. März ins Laboratorium gebracht; am 29. März in den Thermostaten bei 41° C. Nach 5 Tagen (3. April) die ersten beiden analysiert: a) 14,4 % Cu = ca. 7,2 % Gesamtzucker; 3,5 % Cu = ca. 1,75 % reduz. Zucker; 10,9 % Cu = ca. 5,45 % invert. Zucker. Verh. d. red. Z. : invert. Z. = 1 : 3,11. b) 15,6 % Cu = ca. 7,8 % Gesamtzucker; 4,1 % Cu = ca. 2,05 % reduz. Zucker; 11,5 % Cu = ca. 5,75 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 2,8.

Kontrollanalyse einer im Laboratorium belassenen Zwiebel ergab das Verhältnis: 1 : 0,94 (s. Vers. 18).

33. „Blaurote Braunschweiger". Die nächsten beiden Zwiebeln wurden nach 9 Tagen (7. April) analysiert: a) 10,6 % Cu = ca. 5,3 % Gesamtzucker; 3,1 % Cu = ca. 1,55 % reduz. Zucker; 7,5 % Cu = ca. 3,75 invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 2,42. b) 18,0 % Cu = ca. 9,0 % Gesamtzucker; 3,8 % Cu = ca. 1,9 % reduz. Zucker; 14,2 % Cu = ca. 7,1 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 3,74.

34. „Blaurote Braunschweiger". Analyse nach 13 Tagen (11. April): 16,0 % Cu = ca. 8,0 % Gesamtzucker; 3,2 % Cu = ca. 1,6 % reduz. Zucker; 12,8 % Cu = ca. 6,4 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 4,0.

Kontrollanalyse bei 19° C: Verh. d. reduz. Z.: invert. Z. = 1 : 1,5 (s. Vers. 17).

Weitere Analysen dieser Versuchsreihe konnten nicht vorgenommen werden, da die übrigen Zwiebeln nicht mehr intakt waren.

35. „Schwefelgelbe Holländer". Aus dem Keller (5—6° C) direkt einer Temperatur von 35° C ausgesetzt. Analyse nach 10 Tagen (1. Febr.): 15,2 % Cu = ca. 7,6 % Gesamtzucker; 5,1 % Cu = ca. 2,55 % reduz. Zucker; 10,1 % Cu = ca. 5,05 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 1,98.

36. „Schwefelgelbe Holländer". Die zweite Zwiebel nach 18 Tagen analysiert (9. Febr.): 14,2 % Cu = ca 7,1 % Gesamtzucker; 5,2 % Cu = ca. 2,6 % reduz. Zucker; 9,0 % Cu = ca. 4,5 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 1,73.

37. „**Schwefelgelbe Holländer**". Die dritte Zwiebel nach 26 Tagen analysiert (17. Febr.): 10,4 % Cu = ca. 5,2 % Gesamtzucker; 2,8 % Cu = ca. 1,4 % reduz. Zucker; 7,8 % Cu = ca. 3,8 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 2,71.

38. „**Schwefelgelbe Holländer**". Die vierte Zwiebel dieser Reihe nach 33 Tagen (24. Febr.) analysiert: 14,6 % Cu = ca. 7,3 % Gesamtzucker; 4,0 % Cu = ca. 2,0 % reduz. Zucker; 10,6 % Cu = ca. 5,3 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 2,65.

Tabelle IV.

No.	Analyse nach Tagen	des Verhältnis red. Z. :	inv. Z.	Gesamtzucker in % Cu	Temperatur	Zwiebelsorte	Monat der Analyse	Vergleichsanalyse bei 19° Verhältn. d. red. Z. : inv. Z.
19	9	1	2,68	14,7	35° C	Zitt. Riesen	Januar	
20	17	1	3,17	12,5	„	„ „	Februar	
21	26	1	2,29	11,2	„	„ „	„	
22	33	1	6,47	14,2	„	„ „	„	
23	2	1	1,58	13,4	44° C	Zitt. Riesen	März	1 : 0,74
24	6	1	2,09	14,2	„	„ „	„	
25	10	1	6,79	10,9	„	„ „	„	
26	10	1	3,88	6,9	41° C	Zitt. Riesen	April	1 : 0,88
27	14	1	2,50	7,7	„	„ „	„	1 : 2,08
28	15	1	5,88	8,2	„	„ „	„	
29	15	1	1,77	12,2	„	„ „	„	
30	3	1	2,82	17,2	44° C	Braunschweig.	März	1 : 0,56
31	12	1	8,61	17,3	„	„	„	
32	5	1	3,11	14,4	41° C	Braunschweig.	April	1 : 0,94
	5	1	2,80	15,6	„	„	„	
33	9	1	2,42	10,6	„	„	„	
	9	1	3,74	18,0	„	„	„	
34	13	1	4,00	16,0	„	„	„	
35	10	1	1,98	15,2	35° C	Holländer	Februar	
36	18	1	1,73	14,2	„	„	„	
37	26	1	2,71	10,4	„	„	„	
38	33	1	2,65	14,6	„	„	„	

Aus allen diesen Analysenresultaten ergibt sich ohne weiteres, daß infolge hoher Temperatur der Gehalt von invertierbarem Zucker im Vergleich mit dem direkt reduzierenden Zucker ganz erheblich zunimmt. Eine Zusammenstellung der für uns besonders in Betracht kommenden Zahlen in der vorstehenden Tab. IV läßt diese Tatsache deutlich hervortreten; und zwar steigt der Gehalt an invertierbarem Zucker mit der Länge der Zeit, während welcher die Zwiebeln dieser Temperatur ausgesetzt waren. Besonders tritt

der Unterschied hervor, wenn wir die gleichzeitig derselben Serie entnommenen bei 19° verbliebenen Zwiebeln vergleichen. — Bei der individuellen Verschiedenheit durften wir natürlich keine Zahlen erwarten, die ganz eindeutig sind; aber unter den gegebenen Verhältnissen kann man das Resultat als ein durchaus günstiges bezeichnen. Mit Ausnahme der Analysen 29 und 38 ist am Ende einer Versuchsreihe, also wenn die hohe Temperatur am längsten eingewirkt hatte, der Gehalt an invertierbarem Zucker am höchsten. Im Versuche 29 sinkt der Wert für diesen Zucker offenbar infolge des Austreibens der Zwiebel. Was den Versuch 38 anbetrifft, so ist der Unterschied gegenüber dem 37. Versuche zu unerheblich, als daß er besondere Beachtung verdiente. Auf derartige individuelle Differenzen möchte ich auch die Versuche 20 u. 21; 26 u. 27; 32 u. 33 zurückführen.

Außer individueller Verschiedenheit spielen wahrscheinlich die Sorten eine Rolle. Die letzten Versuchsreihe (35—38) weicht von den normalen Verhältnissen nicht besonders stark ab, und wir fanden hier nach 33 Tagen nicht die starke Erhöhung des invertierbaren Zuckers wie in der ersten Versuchsreihe (19—22) trotz der gleichen Temperatur. Daß die Sorten sich verschieden verhalten, läßt sich auch schon daraus erkennen, daß das Temperaturmaximum für die Lebensfähigkeit nicht immer dasselbe ist.

Die hohen Werte in den Versuchen 22, 25, 28, 31 und 34 bleiben sehr auffällige Erscheinungen und besonders merkwürdig ist die offenbar sprungweise Veränderung im Verhältnis der Zuckerarten. — Inwieweit nun der eine Zucker auf Kosten des anderen tatsächlich gebildet wird, läßt sich mit Bestimmtheit erst dann ermitteln, wenn wir über die Natur und die chemische Zusammensetzung der Zuckerarten besser orientiert sind. Berechnen wir den in den Analysen gefundenen Kupfergehalt einmal als Rohrzucker, das andere Mal als Invertzucker, so ergeben sich schon erhebliche Differenzen.

Was nun den Gehalt an Gesamtzucker anbelangt, so können wir konstatieren, daß dieser gegenüber den Zwiebeln bei niedriger und Zimmertemperatur fast gleich ist. Im Durchschnitt fanden wir bei + 6 bis — 7° C : 13,94 % Cu, bei 19° C : 13,42 % Cu und bei 35 bis 44° C : 14,04 % Cu, berechnet auf das Frischgewicht der Zwiebel. Es hat also den Anschein, als wenn durch die Atmungstätigkeit bei der hohen Temperatur nicht mehr Kohlenhydrate verbraucht werden, als bei niedriger Temperatur. Wenn

auch durch einen gesteigerten Wasserverlust bei hoher Temperatur der prozentuale Zuckergehalt nicht verschoben wird, trotzdem mehr Zucker verbraucht wird für die Atmung, so erklärt das noch nicht den gleichmäßigen Bestand an Zucker in allen Fällen. Im Thermostaten blieben die Zwiebelschuppen vollkommen turgeszent, und wie gut die Zwiebel im allgemeinen gegen Transpirationsverluste geschützt ist, zeigt der Vergleich einer unverletzten Zwiebel mit einer verletzten. Aufschlüsse über die hier angeschnittene Frage können uns natürlich nur genaue Wägungen und Atmungsversuche unter verschiedenen Bedingungen geben. Solange wir darüber nicht unterrichtet sind, lassen sich nur Vermutungen aussprechen. Wenn, wie Müller-Thurgau (a. a. O. S. 787) annimmt und durch Versuche zu beweisen suchte, zur Veratmung nur die Glykose oder ein anderes Monosaccharid gelangt und für den Verbrauch höher molekulare Zucker immer erst umgewandelt werden müssen, so ließe die Zuckerkonzentration bei höherer Temperatur vielleicht darauf schließen, daß die Atmung entgegen der allgemeinen Annahme herabgesetzt werden könne. Die Polymerisation des Zuckers würde dann als ein Mittel zur Regulation der Atmung betrachtet werden können. — Vielleicht liegen hier ähnliche Dinge zugrunde, wie sie Ziegenbein[1]) für die Kartoffeln angibt, und die Zwiebel ist möglicherweise ein geeigneteres Objekt als die Kartoffel, um nachzuweisen, daß bei Verminderung der Temperatur dieselbe Zwiebel auf die normale Atmungstätigkeit zurückgeführt werden kann. Andernfalls muß man zu der Annahme gelangen, daß die Glykose resp. der direkt reduzierende Zucker veratmet wird, daß sich dann aber der invertierbare Zucker auf andere Weise bildet[2]); aber auch hierüber können wir nur Auskunft erhalten, wenn außer dem Zucker die sonstigen Stoffwechselprodukte in der Zwiebel studiert und in Beziehung zum Kohlehydratstoffwechsel gebracht werden.

Im Versuch 22 fand ich, wie ich bereits bemerkte, in einzelnen Zellen Stärkekörner; in einer Zelle lag eine ganze Anzahl, während sie auf demselben und in einem anderen Schnitte nur ganz vereinzelt vorkamen. Bekanntlich hat man sich bisher vergeblich bemüht, in der Zwiebel Stärke nachzuweisen oder durch künstliche

1) Ernst Ziegenbein, Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Atmung keimender Kartoffelknollen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1893, S. 599.

2) Wie es Niklewski (Untersuchungen über die Umwandlung einiger stickstofffreier Reservestoffe während der Winterperiode der Bäume, Diss. Leipzig 1905) für die Stärkeregeneration mancher Bäume annimmt.

Eingriffe zu erzeugen[1]). Daß nur ganz vereinzelt Stärkekörner auftreten können, geht aus Untersuchungen Rosenbergs[2]) hervor, der nach dem Vorgang von Hartig und Lutz fünf Kategorien von stärkehaltigen Pflanzen aufstellte, deren zweite diejenigen Pflanzen umfaßt, die „einzelne kleine Körnchen hier und da im Gewebe" aufweisen. — Dieses vereinzelte Auftreten von Stärkekörnern war also kein Grund, eine Täuschung, vielleicht durch irgend eine Verunreinigung, als möglich anzunehmen. Aber die Form der Stärke — sie gleicht der der Leguminosen — gab mir Veranlassung, die Schnitte wiederholt abzuspülen und aufs neue die Richtigkeit meiner Beobachtung zu prüfen. Da auch nach öfterem Abspülen die Stärkekörner in ihrer Lage verharrten und in der Tat in verschiedenen Tiefenlagen der Zellen zu sehen waren, habe ich mich längere Zeit hindurch bemüht, die Bedingungen der Stärkebildung festzustellen. Allerdings bisher ohne Erfolg. Ich unterlasse es daher vorläufig, näher auf diesen Punkt einzugehen, und will nur bemerken, daß ich an einer anderen Zwiebel bei der gleichen hohen Temperatur kleine Stärkekörner in den jüngeren Schalen sah, die aber erst nach langem Suchen mit Hilfe von Jodfärbung aufgefunden wurden. Die großen Körner, von denen anfangs die Rede war, hatten einen größten Durchmesser bis zu 0,032 mm und einen kleinsten bis zu 0,01 mm, und können also bequem auch ohne Färbung mit relativ schwachen Objektiven gut gesehen werden. — Die hohe Temperatur ist also vermutlich eine der Bedingungen für die Stärkebildung; vielleicht liegt diese Temperatur aber so hoch, daß es besonders resistente Zwiebelsorten ausfindig zu machen gilt, um mit Erfolg weiter arbeiten zu können.

II. Über die Veränderungen der Zuckerarten beim Austreiben der Zwiebel.

Ein früher beiläufig von mir angestellter Versuch (a. a. O. S. 186) zeigte, daß beim Austreiben der Zwiebeln der invertierbare Zucker zum großen Teil verschwindet, und daß der direkt reduzierende Zucker überwiegt. Auch dieser Versuch wurde mir durch eine Anzahl neuerer Untersuchungen bestätigt.

---

1) Vgl. Winkler, Untersuchungen über die Stärkebildung usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, S. 525 ff.

2) Rosenberg, Die Stärke der Pflanzen im Winter. Botan. Centralbl. 1896, Bd. 66, S. 337.

39. „Zittauer Riesen". Eine Anzahl Zwiebeln wurden aus dem Vorratskeller ins Laboratorium gebracht und dort auf feuchtem Sphagnum zum Austreiben gebracht. Nach 15 Tagen wurde die erste Zwiebel analysiert. Das Wurzelsystem war kräftig entwickelt, und die jungen grünen Blätter ragten bis zu 4 cm aus der Zwiebel heraus. Analysiert wurden nur die älteren Schalen (6. Januar): 9,3% Cu = ca. 4,65% Gesamtzucker; 6,2% Cu = ca. 3,1% reduz. Zucker; 3,1% Cu = ca. 1,55% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,5.

40. „Zittauer Riesen". Die zweite Zwiebel nach 17 Tagen (8. Januar) analysiert. Blätter bis 15 cm lang: 7,6% Cu = ca. 3,8% Gesamtzucker; 6,0% Cu = ca. 3,0% reduz. Zucker; 1,6% Cu = ca. 0,8% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,27.

41. „Zittauer Riesen". Die dritte Zwiebel vom 9. Januar analysiert. Junge Blätter ca. 15 cm lang: 9% Cu = ca. 4,5% Gesamtzucker; 6,8% Cu = ca. 3,4% reduz. Zucker; 2,2% Cu = ca. 1,1% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,32.

42. „Zittauer Riesen". Analyse der Zwiebel (am 15. Januar) nach 23 Tagen. Blätter ca. 20 cm lang: 6,9% Cu = ca. 3,45% Gesamtzucker; 6,6% Cu = ca. 3,3% reduz. Zucker; 0,3% Cu = ca. 0,15% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,05.

43. „Zittauer Riesen". Blätter ca. 25 cm lang. Analyse der fünften Zwiebel nach 27 Tagen (19. Januar): 5,05% Cu = ca. 2,53% Gesamtzucker; 4,7% Cu = ca. 2,35% reduz. Zucker; 0,35% Cu = ca. 0,18% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,07.

44. „Zittauer Riesen". Analyse der sechsten Zwieb l nach 32 Tagen (24. Januar), Blätter ca. 30 cm lang: 4,06% Cu = ca. 2,03% Gesamtzucker; 3,82% Cu = ca. 1,91% reduz. Zucker; 0,24% Cu = ca. 0,12% invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,06.

Der Gehalt an invertierbarem Zucker nimmt also in demselben Maße ab, wie die Masse der Blätter zunimmt. Die angegebenen Längenmaße der Blätter geben allerdings kein ganz genaues Bild von der Menge der produzierten Blattmasse, aber für das, was hier gezeigt werden sollte, genügt diese Angabe. Die zu den Versuchen verwandten Zwiebeln waren annähernd gleich groß und wurden unter den gleichen Bedingungen gehalten. — Wie die Analysen 39, 40, 41 zeigen, sinkt der Prozentgehalt an invertierbarem Zucker zunächst auf die Hälfte, dann auf ein Drittel des Gehalts an reduzierendem Zucker und geht dann in den folgenden Analysen auf ein Minimum herunter. Diese geringen Mengen können unter Umständen auch ganz verschwinden, wie wir nachher noch sehen werden.

Es ist nun von Interesse, zu erfahren, in welcher Reihenfolge die einzelnen Zwiebelschuppen entleert werden. Man kann fast an jeder Zwiebel beobachten, daß die äußeren Schalen die zuerst verbrauchten sind. Das zeigen ja schon die beiden trockenen, völlig

leeren äußersten Häute, die jede Zwiebel umschließen. Unter diesen Häuten finden wir dann häufig eine halbentleerte Zwiebelschuppe, die an ihrem oberen Teile oft bis zur Hälfte vollkommen trockenhäutig geworden ist, während die untere Hälfte noch voller Reservestoffe ist. Wenn man die trockenen Häute entfernt und die Zwiebel sich selbst überläßt, so wird die nunmehr äußere mit Nährstoffen gefüllte Schale im Laufe der Zeit von dem Inneren der Zwiebel — wohl von der jungen nächstjährigen — vollständig ausgesogen, sodaß also die Zwiebel wiederum von einer häutigen Schale umschlossen wird. Nach neuerdings angestellten Versuchen an sechs Zwiebeln dauerte es gerade einen Monat (vom 15. Januar bis 16. Februar), bis eine solche Entleerung vollendet war. Die Zwiebeln hatten trocken gelegen und weder Wurzeln noch Blätter gebildet. — Es fragt sich nun, ob lediglich in der zuerst entleerten Zwiebelschuppe die Verschiebung im Verhältnis der Zuckerarten vor sich geht, während die übrigen Schalen keine Veränderung erleiden, oder ob beim Austreiben der Zwiebel alle Schuppen in Mitleidenschaft gezogen werden. Um darüber ins reine zu kommen, war es nötig, von einer Anzahl Zwiebeln die einzelnen Schalen zu analysieren.

45. „Zittauer Riesen". Am 19. Januar wurde eine Zwiebel mit starkem Wurzelsystem und Blättern von ca. 25 cm Länge zur Analyse vorbereitet. Die beiden äußeren Schalen waren braun und trockenhäutig; die dritte Schuppe war an der Spitze braun und trockenhäutig; der Basalteil von geringem Durchmesser, aber noch mit Inhalt versehen. Die vierte Schale war zwar nicht häutig, machte aber den Eindruck, als sei sie nicht mehr so voll wie die darunterliegenden. Schuppe 5, 6, 7, 8 und 9 unterschieden sich in nichts von den Schalen einer unausgetriebenen Zwiebel. Analysiert wurden die 3. bis 7. Schuppe. Die Analysen sind in folgender Tabelle zusammengestellt:

Tabelle V.

Nr. der Schale	Gewicht g	Gesamtzucker	reduz. Zucker	invert. Zucker	Verhältnis des reduz. Z. : invert. Z.		Bemerkungen
3	3	2,1	2,1	0	1	0	Die Menge der Zuckerarten ist hier in °/₀ Cu angegeben. Etwa die Hälfte dieser Zahlen würden die Menge des Zuckers in Prozenten, auf das Frischgewicht der Zwiebel berechnet, angeben. (Die Analyse 43 ist aus dies. Analys. berechn.)
4	7	5,3	5,1	0,2	1	0,04	
5	8	5,9	5,6	0,3	1	0,05	
6	6	5,8	5,3	0,5	1	0,09	
7	7,5	5,95	5,2	0,75	1	0,14	

46. „Zittauer Riesen". Am 24. Januar wurde eine zweite Zwiebel mit 30 cm langen Blättern untersucht. Die beiden äußeren Schalen waren braun und trockenhäutig ohne Inhalt; die dritte oben häutig, an der Basis gefüllt; die vierte fast normal, die 5., 6., 7. und 8. waren nicht zu unterscheiden von den Zwiebelschuppen nicht ausgetriebener Zwiebeln.

Analysiert wurden Schuppe 3 bis 7; s. Tab. VI.

Tabelle VI.

Nr. der Schale	Gewicht g	Gesamtzucker	reduz. Zucker	invert. Zucker	Verhältnis des reduz. Z. : invert. Z.		Bemerkungen
3	2,8	1,8	1,5	0,3	1	0,2	s. Bemerk. d. Tab. V.
4	11,0	4,2	4,0	0,2	1	0,05	
5	9,5	5,1	4,7	0,4	1	0,09	
6	9,2	4,9	4,6	0,3	1	0,07	(Analyse 44 aus diesen
7	4,8	4,3	4,3	0,0	1	0	Analysen berechnet.)

47. „Schwefelgelbe Holländer". Am 16. Januar analysiert. Blätter ca. 13 cm lang. Die beiden äußeren Häute gelb und trockenhäutig; die dritte Schale in ihrem oberen Teile häutig, in ihrem unteren Teile fast entleert. Schuppe 4 an der Spitze etwas häutig, im übrigen ganz normal; 5 bis 9 vollkommen normal. Die Schalen 3 bis 9 werden einzeln analysiert:

Tabelle VII.

Nr. der Schale	Gewicht g	Gesamtzucker	reduz. Zucker	invert. Zucker	Verhältnis des reduz. Z. : invert. Z.		Bemerkungen
3	4,2	4	2,9	1,1	1	0,38	s. Bemerk. d. Tab. V.
4	10,6	6,9	4,9	2,0	1	0,40	
5	13,4	7,9	4,8	3,1	1	0,65	
6	11,0	7,5	5,4	2,1	1	0,39	
7	10,3	10,0	5,7	4,3	1	0,75	
8	7,9	8,6	5,0	3,6	1	0,72	
9	4,2	7,2	4,3	2,9	1	0,67	

Vergleichsweise wurden nun einige normale, d. h. nicht ausgetriebene Zwiebeln in derselben Weise behandelt.

48. „Zittauer Riesen". Nicht ausgetrieben, liegt seit dem 9. Dezember im Laboratorium bei ca. 19° C; am 13. Dezember analysiert. Die beiden äußeren Schalen sind braun und trockenhäutig; die dritte zur Hälfte trockenhäutig, im übrigen normal, Schuppe 3 bis 8 normal. Das Ergebnis der Analysen ist zusammengestellt in Tab. VIII.

Tabelle VIII.

Nr. der Schale	Gesamt-zucker	reduz. Zucker	invert. Zucker	Verhältnis des reduz. Z. :	invert. Z.	Bemerkungen
3	11,5	6,5	5,2	1	0,8	s. Bemerk. d. Tab. V.
4	13,2	5,7	7,5	1	1,32	
5	13,9	5,3	8,6	1	1,62	
6	14,9	4,1	10,8	1	2,63	
7	15,4	4,4	11,0	1	2,50	
8	16,1	4,6	11,5	1	2,50	

49. „Zittauer Riesen". Am 28. Dezember wurde eine weitere noch nicht getriebene Zwiebel untersucht, die etwa 8 Tage lang im Laboratorium gelegen hatte. Unter zwei häutigen braunen Schalen ohne Inhalt lagen 5 normale Schuppen, von denen Nr 4 bis 7 einzeln analysiert wurden. Die Schalen schlossen zwei junge Zwiebeln ein, die bereits einige kleine gelbe Blätter getrieben hatten, die indes noch nicht über die alte Zwiebel hervorragten. Die gefundenen Zuckerwerte sind in folgender Tabelle zusammengestellt.

Tabelle IX.

Nr. der Schale	Gesamt-zucker	reduz. Zucker	invert. Zucker	Verhältnis des reduz. Z. :	invert. Z.	Bemerkungen
4	14,2	8,6	5,6	1	0,65	s. Bemerk. d. Tab. V.
5	20,9	8,7	12,2	1	1,4	
6	13,8	8,8	5,0	1	0,57	
7	7,6	7,6	0,0	1	0	

Fassen wir unter Weglassung der Zahlen für die gefundenen Zuckerarten die Resultate der letzten Analysen kurz zusammen, so läßt sich aus der Tab. X leicht entnehmen, in welchem Verhältnis der reduzierende zum invertierbaren Zucker in den einzelnen Schuppen vorhanden ist.

Tabelle X.

Schuppe:	3	4	5	6	7	8	9
1. ausgetriebene Zwiebeln:							
Vers. 45	1 : 0	1 : 0,04	1 : 0,05	1 : 0,09	1 : 0,14		
„ 46	1 : 0,2	1 : 0,05	1 : 0,09	1 : 0,07	1 : 0,0		
„ 47	1 : 0,38	1 : 0,41	1 : 0,65	1 : 0,39	1 : 0,75	1 : 0,72	1 : 0,67
2. nicht ausgetriebene Zwiebeln:							
Vers. 48	1 : 0,8	1 : 1,32	1 : 1,62	1 : 2,63	1 : 2,5	1 : 2,5	
„ 49		1 : 0,65	1 : 1,4	1 : 0,57	1 : 0,0		

Aus diesen Untersuchungen ist nun zunächst ersichtlich, daß der Zuckerumsatz nicht parallel der äußerlich sichtbaren Entleerung vor sich geht; der Inhalt der äußersten Schale wird also nicht für sich allein für die Translokation des Zuckers vorbereitet, sondern in allen anderen Schalen findet ein Stoffumsatz statt, der durch das Austreiben bedingt ist und nicht etwa schon vor dem Austreiben vorbereitet wird, wie die Versuche 48 und 49 lehren. Aber nicht nur ein Umsatz der Zuckerarten findet in den inneren Zwiebelschalen statt, sondern offenbar auch schon eine Entleerung. Wie die Versuche 45 und 46 deutlich zeigen, ist eine Abnahme des Gesamtzuckers nicht nur in den halbentleerten Schalen zu beobachten, sondern auch in den tiefer liegenden, scheinbar völlig intakten Schuppen, wie ein Vergleich mit den Analysen 48 und 49 demonstriert. Daß diese inneren Schalen scheinbar nicht entleert sind, liegt wohl daran, daß der osmotische Druck durch die Umwandlung des invertierbaren Zuckers in reduzierenden reguliert wird, und daß außer dem Zucker vorläufig keine anderen Stoffe verbraucht werden, was offenbar bei den äußeren Schuppen der Fall ist. Ich habe schon früher (a. a. O.) darauf hingewiesen, daß nach dem Verbrauch des Zuckers nicht etwa die äußeren Schalen vertrocknen; trocknet man eine Zwiebelschale für sich allein, so ist die Trockensubstanz bei weitem größer als die der trockenen braunen Haut, was schon ohne Gewichtsbestimmung deutlich erkennbar ist. — Wir haben demnach an der Zwiebel — soweit die äußeren Schuppen in Betracht kommen — zwei parallel verlaufende Vorgänge zu unterscheiden; einmal die absolute Entleerung der äußeren Schalen und dann die teilweise Entleerung — wahrscheinlich des Zuckers allein — der inneren Schalen. —

Betrachten wir die Ergebnisse des Versuches 45, so hat es den Anschein, als erfolgte auch die zweite Art der Entleerung von außen nach innen: wie die Tabelle V zeigt, nimmt der absolute Gehalt an invertierbarem Zucker sukzessive ab und damit auch das Verhältnis von reduzierendem und invertierbarem Zucker. Versuch 46 und 47 beweisen aber, daß eine solche Regelmäßigkeit vielleicht nur einen Ausnahmefall darstellt, und der Versuch 49 läßt erkennen, daß auch in einer noch nicht ausgetriebenen Zwiebel die innersten Schuppen weniger invertierbarenZucker enthalten können, die innerste sogar gar keinen, als die äußeren. Wenn auch hier, wie erwähnt, schon gelbe Blattspitzen vorhanden waren, so ist es doch auffällig, daß gerade die innerste Schuppe entleert ist. —

Die Entleerungsfrage kompliziert sich übrigens noch dadurch, daß die junge Zwiebel im Inneren der alten auf Kosten dieser anschwillt, wodurch natürlich eine Änderung in den alten Schalen bewirkt wird. Will man daher vergleichbare Zahlen für noch nicht ausgetriebene Zwiebeln erhalten, so müßte man nur solche wählen, in denen die junge Zwiebel auf der gleichen Entwicklungsstufe steht.

Welcher Zucker nun für den Transport verbraucht war, darüber geben uns alle Analysen keine direkte Auskunft. Das einfachste wäre natürlich die Annahme, daß die Glykose der Transportzucker ist, und daß der invertierbare Zucker nach Maßgabe des Bedürfnisses umgewandelt wird.

Nun wissen wir aber, daß auch für den invertierbaren Zucker das Plasma permeabel ist (vgl. Wächter a. a. O.), und es liegt die Frage nahe, ob sich die Permeabilität der Plasmahaut im Stadium des Austreibens der Zwiebel ändert. Früher wurde nur mit nicht ausgetriebenen Zwiebeln gearbeitet, und es zeigte sich, daß meistens bedeutend mehr invertierbarer Zucker aus den unverletzten Zellen in die Außenlösung gelangte als reduzierender Zucker. Versuche mit Schalen ausgetriebener Zwiebeln werden uns über die Frage Aufschluß geben können. Ein Versuch, der zur Orientierung allerdings ohne besondere Vorsichtsmaßregeln angestellt wurde, zeigt in der Tat, daß bedeutend mehr reduzierender Zucker in die Außenlösung diffundierte, als invertierbarer Zucker.

50. „Zittauer Riesen". Von zwei ausgetriebenen Zwiebeln wurden die normal erscheinenden stärkeren Schalen zerschnitten und durcheinander gemengt. Von diesem Gemisch wurden 25 g nach gehörigem Abwaschen, um den anhaftenden Zucker der Schnittflächen zu entfernen, in 500 ccm Leitungswasser gelegt und möglichst kühl gestellt. Nach 24 Stunden wurde die klare Außenlösung analysiert. Es fanden sich darin auf 100 g Zwiebeln berechnet: 3,12 % Cu = ca. 1,56 % reduz. Zucker und 1,96 % Cu = ca. 0,98 % invert. Zucker.

Wenngleich ich mich an Stichproben überzeugte, daß die Zellen noch alle lebendig waren, so kann man diesem einen Versuch natürlich keine Beweiskraft beimessen. Indessen scheint aber so viel sicher zu sein, daß auch hier beide Zuckerarten diosmieren, wodurch im Grunde genommen der Vorgang des Zuckertransportes nach wie vor keine befriedigende Erklärung erfährt. —

Die Untersuchungen beschränkten sich in den vorhergehenden Fällen auf im Lichte ausgetriebene Zwiebeln; obwohl nicht zu erwarten war, daß Assimilate der Blätter etwa wieder in die alten Zwiebelschalen zurückwanderten, so habe ich doch noch einige im

Dunkeln ausgetriebene Zwiebeln untersucht, weil Angaben von Detmer[1]) und Ziegenbein (a. a. O. S. 590) vorliegen, wonach im Dunkeln ausgetriebene Kartoffelknollen mehr Zucker enthalten als „Lichtknollen“. Es war also möglich, daß beim Austreiben im Dunkeln ein Unterschied gegenüber den im Licht getriebenen Zwiebeln wahrzunehmen ist.

51. „Zittauer Riesen“. Stark entwickeltes Wurzelsystem, Blätter beginnen gerade auszutreiben; am 5. Februar analysiert: 11,7 % Cu = ca. 5,85 % Gesamtzucker; 7,8 % Cu = ca. 3,9 % reduz. Zucker; 3,9 % Cu = ca. 1,95 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,5.

52. „Schwefelgelbe Holländer“. Etiolierte Blätter ca. 20 cm lang, reichliche Wurzeln. Analysiert am 15. Februar: 5,0 % Cu = ca 2,5 % Gesamtzucker; 4,1 % Cu = ca. 2,05 % reduz. Zucker; 0,9 % Cu = ca. 0,45 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,22.

53. „Schwefelgelbe Holländer“. Etiolierte Blätter ca. 43 cm lang. Diese Zwiebel war schon äußerlich als ziemlich entleert kenntlich durch ihren Mangel an Turgeszenz. Die Zellen waren aber noch alle lebendig. Analysiert am 9. März: 0,8 % Cu = ca. 0,4 % Gesamtzucker; 0,8 % Cu = ca. 0,4 % reduz. Zucker; 0 % Cu = 0 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0.

54. „Zittauer Riesen“. Etiolierte Blätter ca. 10 cm lang; Zwiebel bewurzelt. Die beiden äußeren Schalen braun und trockenhäutig; Schuppe 3 und 4 an der Spitze häutig, an der Basis mit Inhalt, aber schon äußerlich als zum Teil entleert kenntlich durch den Mangel an Turgeszenz. Schuppe 5 und 6 normal. 3 und 4, 5 und 6 gesondert analysiert (6. Februar). Schuppe 3 und 4 = 9 g : 4,6 % Cu = ca. 2,3 % Gesamtzucker; 3,6 % Cu = ca. 1,8 % reduz. Zucker; 1,0 % Cu = ca. 0,5 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,03. Schuppe 5 und 6 = 14,0 g: 8,4 % Cu = ca. 4,2 % Gesamtzucker; 6,2 % Cu = ca. 3,1 % reduz. Zucker; 2,2 % Cu = ca. 1,1 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,35.

55. „Zittauer Riesen“. Etiolierte Blätter 33 cm lang; bewurzelt. Die beiden äußeren Schuppen braun und trockenhäutig; die dritte Schuppe häutig, nur zur Hälfte braun gefärbt; an der Basis noch Reste vom Inhalt. Die übrigen Schalen schon äußerlich entleert. Analysiert am 21. Februar. Schuppe 4 und 5 : 1,2 % Cu = ca. 0,6 % Gesamtzucker; 0,9 % Cu = ca. 0,45 % reduz. Zucker; 0,3 % Cu = ca. 0,15 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,33. Schuppe 6 bis 8: 1,6 % Cu = ca. 0,8 % Gesamtzucker; 1,5 % Cu = ca. 0,75 % reduz. Zucker; 0,1 % Cu = ca. 0,05 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,07.

Gegenüber den im Licht ausgetriebenen Zwiebeln ist hier kein Unterschied zu konstatieren.

Im Versuche 53 und 55 war die Rede von Schuppen, denen man schon äußerlich die Entleerung ansah. In den Analysen-

---

1) Detmer, Pflanzenphys. Untersuchungen über Fermentbildung und fermentative Prozesse. Jena 1884.

befunden drückt sich diese Eigenschaft durch den geringen Gehalt an Gesamtzucker aus, und eine solche Entleerung scheint dann einzutreten, wenn die Blätter eine beträchtliche Größe erreicht haben. Stoffe, die also in einem früheren Stadium (vergl. die äußeren Schuppen) verbraucht werden, bleiben hier also offenbar unbenutzt, und derartige des Zuckers entbehrende Schalen faulen sehr leicht und gehen zugrunde. — Daß diese Art der Entleerung nicht etwa auf Lichtmangel zurückzuführen ist, beweist ein Versuch mit einer am Licht ausgetriebenen Zwiebel.

56. „Schwefelgelbe Holländer". Eine seit dem 22. Dezember im Laboratorium auf Sphagnum wachsende Zwiebel wurde am 12. März analysiert. Die Blätter ca. 55 cm lang und sämtliche Schuppen nicht mehr turgeszent und zum Teil schon abgestorben. Die Analyse ergab keine Spur von Zucker.

Dieser Versuch zeigt übrigens, daß es möglich ist, daß der Gesamtzucker verbraucht werden kann, was bekanntlich nicht immer der Fall ist, wenn die neue Pflanze imstande ist, sich selbst zu ernähren.

Aus dem Versuch 51 ergibt sich, daß schon die Entwicklung des Wurzelsystems genügt, um das Verhältnis der Zuckerarten zu verschieben; ebenso verhalten sich Zwiebeln, die, ohne Wurzeln zu bilden, austreiben, wie folgender Versuch zeigt.

57. „Zittauer Riesen". Zwei Zwiebeln, im Keller bei 5—6 °C gelegen, von annähernd gleicher Größe, hatten Blätter von 3 und 7 cm Länge gebildet, aber keine Wurzeln. Am 1. März analysiert: a) 11,5 % Cu = ca. 5,75 % Gesamtzucker; 7,5 % Cu = ca. 3,75 % reduz. Zucker; 4,0 % Cu = ca 2,0 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,53. b) 7,6 % Cu = ca. 3,8 % Gesamtzucker; 6,2 % Cu = ca 3,1 % reduz. Zucker; 1,4 % Cu = ca. 0,7 % invert. Zucker. Verh. d. reduz. Z. : invert. Z. = 1 : 0,23.

Schließlich mögen hier noch ein paar in folgender Tabelle zusammengestellte Analysen über den Zuckergehalt der Blätter Platz finden.

Tabelle XI.

Datum	Länge der Blätter cm		Gesamt-Zucker in % Cu	Verhältnis des reduz. Z. : invert. Z.		Zwiebelsorte
11. Januar	15	grün	2,7	1	0,32	Zittauer Riesen
7. Februar	10	etioliert	3,9	1	0,35	„ „
15. „	20	„	3,8	1	0,19	Holländer
22. „	33	„	2,3	1	0,21	Zittauer Riesen
9. März	43	„	3,5	1	0,06	Holländer
12. „	55	grün	1,3	1	0,63	„

Aus diesen wenigen Analysen läßt sich lediglich entnehmen, daß in den Blättern der reduzierende Zucker überwiegt. Inwieweit Unterschiede zwischen grünen und etiolierten Blättern auftreten, müßte näher untersucht werden. Aufschlüsse über die zum Transport verwandte Zuckerart lassen sich auch hier nicht erzielen.

Fassen wir die hauptsächlichsten Ergebnisse vorstehender Untersuchung kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Temperaturen von — 7° C bis + 19° C in ihrer Einwirkung auf nicht ausgetriebene Zwiebeln verhalten sich in bezug auf das Verhältnis des reduzierenden zum invertierbaren Zucker gleich; ebenso bleibt der Prozentgehalt an Gesamtzucker der gleiche.

2. Temperaturen von 35° C bis 44° C lassen eine erhebliche Steigerung des invertierbaren Zuckers erkennen. Gelegentlich wurden Stärkekörner in Zwiebeln gefunden, die einer derartig hohen Temperatur ausgesetzt waren. Der Prozentgehalt an Gesamtzucker ist auch hier derselbe wie vorher.

3. Beim Austreiben der Zwiebel geht der Gehalt an invertierbarem Zucker stark zurück, gelegentlich verschwindet er vollständig.

4. Bei der Entleerung der Zwiebel haben wir zu unterscheiden zwischen Entleerung sämtlicher Inhaltsstoffe und Zuckerentleerung. Beide Prozesse verlaufen wahrscheinlich parallel. Bei vorschreitender Blattentwicklung werden die inneren Schuppen der Zwiebel nur vom Zucker befreit und gehen dann zugrunde.

Pflanzenphysiologisches Institut
der Gärtner-Lehranstalt zu Dahlem bei Berlin.

Stickstoffbindung durch einige auf abgestorbenen Pflanzen häufige Hyphomyceten.

Von

Hermann Froehlich.

Mit 3 Textfiguren.

Die Befähigung zur Bindung des elementaren Stickstoffs wird gegenwärtig nur wenigen Formen aus dem Reiche der Bakterien zugestanden. Alle sorgfältig angestellten Versuche mit grünen Pflanzen haben bis jetzt negative Resultate ergeben, und die wenigen Arbeiten, welche für Pilze die Assimilation freien Stickstoffs auf Grund analytischer Befunde behaupteten, haben überall eine sehr zurückhaltende, häufig geradezu ablehnende Besprechung gefunden.

Da diese Arbeiten in allen Sammelreferaten über die Stickstoffbindung durch Mikroorganismen neben den zahllosen bakteriologischen Untersuchungen nur mit summarischer Kürze behandelt werden, und da eine vollständige Übersicht noch fehlt, mag die folgende Zusammenstellung etwas ausführlicher sein.

I. Historisches über die Assimilation von elementarem Stickstoff durch Pilze.

Die älteste, nur von B. Frank (I, S. 376) zitierte Angabe stammt von Jodin aus dem Jahre 1862. Jodin beobachtete reichliches Pilzwachstum auf stickstofffreien Nährlösungen („ . . . très sensiblement exemptes de composés azotés"), welche nur Zucker, Weinsäure, Glyzerin oder andere ternäre Verbindungen enthielten. Wurden die Kulturen verschlossen gehalten, so ließ sich feststellen, daß der eingeschlossenen Luft stets Stickstoff entzogen wurde und zwar 6—7 % des gleichzeitig zur Atmung verbrauchten Sauerstoffs. Reine Kulturen haben Jodin nicht vorgelegen. Bemerkenswert ist aber die Anwendung der gasanalytischen Methode zum Nachweis der Stickstoffbindung.

B. Frank selbst gibt im Anschluß an dieses Zitat und auch an anderer Stelle (II, S. 146) an, daß er bei *Penicillium cladosporioïdes* Fres. (Syn.: *Hormodendron cladosporioïdes* Sacc.) „in vollkommen stickstofffreien Nährlösungen von reinem Traubenzucker und den erforderlichen Aschenbestandteilen“ einen Stickstoffgewinn von 3,5 mg konstatieren konnte, bei Verwendung von 65 ccm Lösung und bei Ventilation durch einen mit Schwefelsäure gewaschenen Luftstrom. Die Kulturdauer betrug ca. 10 Monate.

Berthelot (S. 842) erhielt bei *Alternaria tenuis* und bei *Aspergillus niger* positive Resultate. Er fand nach einem Monat bei *Aspergillus* Stickstoffzunahmen von 5,8—10,0 mg, bei *Alternaria* nach ungefähr 4 Monaten solche von 4,6—9,1 mg (nach Abzug der für ungeimpfte Kontrollösungen angegebenen Zunahme von 2,0 mg.) Leider fehlen Angaben über die Quantität der verwendeten Nährlösung. Berthelot teilt mit, daß in den Kulturen von *Aspergillus* Weinsäure, von *Alternaria* Zucker angegriffen wurde.

Seine Resultate wurden wenigstens teilweise durch Puriewitsch bestätigt. Puriewitsch (S. 342) kultivierte *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* auf Nährlösungen, welche enthielten auf 100 ccm Wasser:

0,4 g Monokaliumphosphat
0,4 g Calciumchlorid
0,2 g Magnesiumsulfat
3,0 g Weinsäure
5,0—30,0 g Rohrzucker

verschiedene Quantitäten Ammoniumnitrat, einige Tropfen einer verdünnten Phosphorsäurelösung zur Verhinderung des Bakterienwachstums.

Die (übrigens nur kleinen) Zugaben von Ammoniumnitrat sollen sich als durchaus unentbehrlich für das Wachstum der beiden Pilze erwiesen haben. Die Kulturen, zu je 25 und 50 ccm, wurden unter Glasglocken aufbewahrt, denen durch Schwefelsäure und Kalilauge gereinigte Luft zugeführt wurde. Die Stickstoffgewinne betrugen nach 2 Monaten:

	in ... Kulturen	im Maximum	im Minimum	im Mittel
bei *Aspergillus niger* . .	16	6,9 mg	1,5 mg	4,51 mg
„ *Penicillium glaucum*	5	5,2 „	2,0 „	3,26 „

Die Versuche von Puriewitsch ergeben eine Steigerung der Stickstoffgewinne bei Erhöhung des Gehalts an Ammoniumnitrat und an Zucker.

Saida (S. [107]) unterwarf neben *Aspergillus niger* noch sechs andere Pilze, *Phoma Betae*, *Mucor stolonifer*, *Acrostalagmus cinnabarinus*, *Endococcus purpurascens*, *Monilia variabilis* und *Fusisporium moschatum* der experimentellen Untersuchung.

Aspergillus zeigte dabei das gleiche Verhalten bei Gegenwart und bei Abwesenheit von gebundenem Stickstoff. Er assimilierte in 50 ccm Lösung während $2^1/_2$ Monaten (in 5 Versuchen)

im Maximum 1,77 mg
im Minimum 1,18 „
im Mittel 1,42 „
} freien Stickstoff.

Von den 6 anderen Formen lieferten nur *Phoma Betae*, *Mucor stolonifer* und *Endococcus purpurascens* positive Resultate. Bei *Phoma* und *Mucor* wurde die Stickstoffbindung durch kleine Gaben von Ammoniumchlorid, Ammoniumsulfat oder Ammoniumkarbonat wesentlich gesteigert. *Endococcus* assimilierte überhaupt nur bei Gegenwart von Ammoniumkarbonat. Die mittleren Stickstoffgewinne auf stickstofffreier und auf stickstoffhaltiger Nährlösung sind für diese 3 Pilze in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

	N-freie Lösungen		N-haltige Lösungen	
	Mittlerer N-Gewinn	in ... Versuchen	Mittlerer N-Gewinn	in ... Versuchen
Phoma Betae	0,85 mg	4	3,33 mg	12
Mucor stolonifer	0,89 „	1	1,77 „	2
Endococcus purpurascens .	0,00 „	1	1,85 „	3

Bemerkt sei, daß *Phoma Betae* auf Zuckerrübendekokt mit dem sehr hohen Stickstoffgehalt von 27,01 mg in 50 ccm den größten Stickstoffgewinn lieferte im Betrag von 10,53 mg.

Die neueste einschlägige Arbeit ist eine vorläufige Mitteilung von Ch. Ternetz (S. 267). Die Mengen des gebundenen Stickstoffs sind auch bei dem noch nicht genauer bestimmten, von *Oxycoccus*-Wurzeln isolierten, dort vielleicht Mycorrhiza bildenden Pilz geringe: 0,98—3,29 mg in Kulturen von 100—150 ccm Lösung, welche durch sorgfältig mit konzentrierter Schwefelsäure und Kalilauge gereinigte Luft ventiliert wurden. Die Stickstoffbindung geht bei aërober Lebensweise und ohne Vergärung der Dextrose vor sich.

Weitere Angaben über Versuche mit Kulturen liegen meines Wissens bis heute noch nicht vor. Aus den eben besprochenen ergibt sich die Befähigung zur Stickstoffassimilation für folgende Pilzformen:

Penicillium cladosporioïdes Fres. (Syn.: *Hormodendron cladosporioïdes* Sacc.) . . . . nach Frank.
Aspergillus niger nach Berthelot, Puriewitsch und Saida.
Penicillium glaucum . . . . nach Puriewitsch.
Alternaria tenuis . . . . „ Berthelot.
Phoma Betae . . . . „ Saida.
Mucor stolonifer . . . . „ Saida.
Endococcus purpurascens . . . . „ Saida.
„*Oxycoccus*-Pilz“ v. Ternetz . . . . „ Ternetz.

Diesen positiven Resultaten widersprechen, soviel mir bekannt geworden ist, nur wenige entgegengesetzte Befunde. Davon bezieht sich einer auf *Penicillium glaucum*, alle anderen betreffen ausschließlich *Aspergillus niger*. Czapek (II, S. 559), Alfred Koch (S. 12) und Winogradsky (s. Koch) teilen mit, daß sie bei *Aspergillus niger* Stickstoffbindung nicht beobachten konnten. Czapek (I, S. 125) erwähnt eine mir nicht im Original zugängliche Angabe von Boussingault (S. 302), wonach *Penicillium glaucum* keinen Stickstoff assimilieren soll.

Für alle übrigen oben zusammengestellten Pilzformen sind analytische Daten mit negativem Ergebnis noch nicht beigebracht worden.

II. Die untersuchten Pilzformen: ihr Vorkommen auf abgestorbenem Pflanzenmaterial und ihre Isolierung.

Während bis jetzt nur beliebig aufgegriffene Schimmelpilze untersucht wurden, habe ich 4 ihrem biologischen Verhalten nach eng verwandte Formen auf ihre Befähigung zur Stickstoffbindung geprüft.

Die bisherigen Erfahrungen ergeben, daß zur Kultur stickstoffassimilierender Lebewesen eine gute Energiequelle, wie sie z. B. die Kohlehydrate bieten, nötig ist. Nun häufen sich jeden Herbst auf den von Pflanzenwuchs bedeckten Gebieten riesige Mengen von Kohlehydraten an, in Form der abgestorbenen Stengel und Blätter. Auf diesem an Stickstoff relativ armen Nährboden gedeiht während des ganzen Winters, in geringerem Maße auch in den heißen Sommermonaten, eine überaus reiche Pilzvegetation. Wenn irgendwo, so

war hier die Wahrscheinlichkeit gegeben, stickstoffbindende Formen zu isolieren. Die ersten, im Sommersemester 1905 unternommenen Experimente ergaben Resultate, die zu den weitern Untersuchungen ermunterten, deren Ergebnisse in dieser Arbeit zusammengestellt sind.

Im Mittelpunkt steht naturgemäß der einwandfreie Nachweis der Stickstoffbindung. Über das Verhalten auf dem natürlichen Substrat, dem Zellgerüst der abgestorbenen Pflanzenteile, über die Abhängigkeit von verschiedenen Lebensbedingungen, wie Licht, Temperatur, Sauerstoff, sowie über die Beziehungen zur Kohlenstoffquelle konnten nur nebenbei Nachforschungen angestellt werden. Ihre Darstellung beansprucht dementsprechend nur einen geringen Raum.

A. Das Isolierungsverfahren.

Bei den ersten Versuchen wurde die Winogradskysche Nährlösung für *Clostridium Pasteurianum* angewendet (Winogradsky I, S. 43); sie enthielt auf 100 ccm destilliertes Wasser:

0,1 g Monokaliumphosphat
0,02 g Magnesiumsulfat
Spuren Natriumchlorid, Ferrosulfat u. Mangansulfat
2,0 g Dextrose
ca. 4 g Magnesiumkarbonat.

Das von Winogradsky zur Neutralisation der Gärungssäuren zugesetzte Calciumkarbonat war dabei durch Magnesiumkarbonat ersetzt worden.

Portionen von ungefähr 50 ccm wurden in kleine, peinlich gereinigte Erlenmeyerkolben gegeben und $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunden in strömendem Dampf sterilisiert. Abgestorbene Stengelteile beliebiger Provenienz, die sich im botanischen Garten und in der nächsten Umgebung von Basel eben fanden, wurden mit sterilisiertem Skalpell auf sterile Objektträger abgeschabt. Mit dem abgeglühten Platindraht wurden kleine Fetzen der Schabe in die Nährlösung übertragen. Die geimpften Kulturen wurden unter einer Glasglocke aufgehoben, deren Innenraum gegen flüchtige Stickstoffverbindungen abgesperrt war: in den Tubulus der Glocke war eine aus 2 U-Röhren bestehende Absorptionsvorrichtung eingedichtet. Die Röhren enthielten Bimssteinsplitter, die im einen Rohr mit konzentrierter Schwefelsäure, im andern mit starker Kalilauge getränkt waren.

Schon nach 2—3 Tagen waren regelmäßig die ersten Mycelflocken zu beobachten. Im Laufe von 2—3 Wochen wuchsen große, die Kulturkolben oft ganz ausfüllende Mycelien heran.

Zur Gewinnung von Reinkulturen kam von festen Nährböden einzig Agar in Betracht. Gelatine war als stickstoffreiches Substrat von vornherein nicht zu verwenden. Es wurde folgender Nähragar hergestellt: auf 100 ccm Wasser kamen

0,1 g Monokaliumphosphat
0,02 g Magnesiumsulfat
Spuren Natriumchlorid und Ferrosulfat
2,0 g Dextrose
1,5 g pulverisierter Agar-Agar.

An Salz- und Dextrosegehalt entsprach er der bei den Vorversuchen benützten Nährlösung. Magnesiumkarbonat wurde weggelassen, da Säuerung des Substrats nicht stattfand; der Zusatz von Mangansulfat unterblieb, als entbehrlich, bei diesen und allen späteren Kulturen ebenfalls. Der Agar war natürlich nicht in dem Grade „stickstofffrei“ herzustellen, wie die Nährlösung. Die geringe Menge von 1,5 g Agar-Agar konnte nach Königs Angaben bis zu 0,028 g Stickstoff enthalten.

Die mit dem eben beschriebenen Nähragar in Petrischalen gegossenen Platten wurden wie die oben erwähnten Flüssigkeitskulturen geimpft. Sie ergaben meist schon am zweiten oder dritten Tag kleine gut isolierte Mycelien, von denen leicht steril auf neue Platten übergeimpft werden konnte. Diese lieferten mir fast ausnahmslos gänzlich reines Material.

Bakterienkolonien waren nur äußerst selten zu beobachten, wohl infolge der absichtlich sauer gelassenen Reaktion. (Gehalt an Monokaliumphosphat!)

So gewann ich für die physiologischen Untersuchungen ein völlig reines Sporenmaterial.

Bei allen späteren Versuchen wurde die Dextrosekonzentration in Agar und Nährlösung von 2 auf 5 % erhöht.

B. Die isolierten Pilze und ihre Verbreitung.

Ich hatte anfangs gehofft, entsprechend der Reichhaltigkeit der Pilzflora auf den abgestorbenen Pflanzenteilen, eine größere Zahl von Formen zu isolieren, sah mich aber bald getäuscht. Bei Verwendung der verschiedensten Pflanzenreste und bei Berücksichtigung der mannigfachsten Fundorte aus der Umgebung von Basel ergaben sich regelmäßig nur einige wenige Pilzformen.

Sie gehören alle zu der von Lindau als *Hyphomyceten* zusammengefaßten Gruppe der *Fungi imperfecti.* Dann und wann

zeigten sich auch Pykniden, die ja auf dem Ausgangsmaterial so häufig sind. Die Versuche zur Reinkultur der zugehörigen Organismen blieben aber erfolglos.

Die Identifizierung und namentlich die Speziesbestimmung war nicht sehr leicht. Herr Prof. Lindau hatte die Güte, Agarkulturen zu untersuchen, wofür ihm an dieser Stelle der beste Dank ausgesprochen sei. Die von Herrn Prof. Lindau z. T. verifizierten, z. T. ergänzten Bestimmungen ergaben für die 4 in dieser Arbeit berücksichtigten Pilze folgende Zugehörigkeit:

1. *Alternaria tenuis* Nees. Die mir vorliegende Form unterscheidet sich von der als *Alternaria tenuis* Nees. überall abgebildeten durch die kürzere, gedrungenere Gestalt der Sporen und durch die namentlich in den äußersten Partien der Sporenketten sehr kurzen „fadenförmigen Zwischenstücke“.
2. *Macrosporium commune* Rbh.
3. *Hormodendron cladosporioïdes* Sacc. (Syn.: *Penicillium cladosporioïdes* Fres.)
4. *Cladosporium herbarum* Link.

Es ist schon wiederholt, so von Laurent, Costantin und von Janczewsky ein Zusammenhang der beiden letzten Formen unter sich und mit anderen behauptet worden. Ich kann auf Grund der während fast 2 Jahren (auf dem gleichen Substrat!) durchgeführten Kulturreihen die Angaben von Schostakowitsch ganz bestätigen: Wir haben es hier mit zwei sich allerdings morphologisch und teilweise auch physiologisch sehr nahestehenden, aber dennoch völlig selbständigen Organismen zu tun. Ich konnte wie Schostakowitsch niemals eine Überführung im einen oder andern Sinne wahrnehmen, ebensowenig eine Entwicklungszugehörigkeit zu anderen Pilzen. Ob bei *Hormodendron cladosporioïdes* und *Cladosporium herbarum*, sowie bei den 2 anderen Formen, Beziehungen zu Ascomyceten oder zu anderen *Fungi imperfecti* noch vorhanden sind oder nicht, kann auf Grund meiner Erfahrungen natürlich nicht entschieden werden. Sichergestellt ist dadurch bloß ihre Artselbständigkeit.

Die genannten 4 Pilze fanden sich sozusagen auf jedem Ausgangsmaterial. Ich stellte sie bei den Isolierungsversuchen fest auf folgenden dürren Resten und zu folgenden Zeiten:

1. *Alternaria tenuis:*

	auf unbestimmtem Material	am	2. Mai 1905.
	auf dem Stengel von *Rumex Acetosa*	„	30. Mai 1905.
	„ „ „ „ *Dipsacus silvestris*		
	„ „ „ „ *Cichorium Intybus*	„	8. Juni 1905.
	„ „ „ „ *Centaurea maculosa*	„	2. Oktober 1905.
	„ „ „ einer Umbellifere[1])	„	22. November 1905.
*	„ „ „ von *Sisymbrium officinale*	„	2. April 1906.
	„ „ „ „ *Dianthus Carthusianorum*		

2. *Macrosporium commune:*

O	auf Deckschuppen von *Dipsacus silvestris*	am	12. Mai 1905.
	„ dem Stengel „ *Rumex Acetosa*	„	30. Mai 1905.
* O	„ „ Blatt „ *Populus pyramidalis*	„	13. Oktober 1905.

3. *Hormodendron cladosporioïdes:*

	auf unbestimmtem Material	am	12. Mai 1905.
	„ dem Stengel von *Centaurea maculosa*	„	2. Oktober 1905.
*	„ „ „ „ *Lappa minor*	„	10. Oktober 1905.
O	„ „ Blatt „ *Acer Pseudoplatanus*	„	21. Oktober 1905.
	„ „ Stengel „ *Rumex Acetosa*	„	18. November 1905.
	„ „ „ „ *Spiraea Aruncus*	„	22. November 1905.
	„ „ „ einer Umbellifere[1])		
O	„ „ „ von *Scirpus lacustris*		

4. *Cladosporium herbarum:*

	auf unbestimmtem Material	am	4. Mai 1905.
	„ dem Blatt von *Populus pyramidalis*	„	13. Oktober 1905.
	„ „ Stengel „ *Scirpus lacustris*	„	4. Dezember 1905.
O	„ „ Blatt „ *Quercus pedunculata*	„	29. Dezember 1905.
O	„ „ „ „ *Fagus silvatica*	„	29. Dezember 1905.
*	„ „ Stengel „ *Sisymbrium officinale*	„	19. April 1906.
O	„ „ „ „ *Asparagus officinalis*	„	22. Oktober 1906.

Zu den physiologischen Untersuchungen haben die mit * bezeichneten Stämme gedient.

Auf dem mit O angemerkten Material war die mikroskopische Beobachtung der betreffenden Pilzform möglich. Häufig genug waren aber nur noch Büschel leerer Fruchthyphen vorhanden, die eine Identifizierung natürlich nicht mehr gestatteten. In diesen Fällen waren es wohl kleine, in der Schabe steckende Hyphenteile, welche die Mycelien in den Agarplatten lieferten. Daß auch dann, wenn die direkte Beobachtung auf dem Ausgangsmaterial unmöglich war, die Pilze in den Platten wirklich vom Ausgangsmaterial stammten und nicht etwa als zufällig aufgeflogene Verunreinigungen aufzufassen waren, geht indirekt daraus hervor, daß die mit reinem Sporen-

1) Wahrscheinlich: *Heracleum Sphondylium*.

material des einen Pilzes geimpften Kulturen nie durch einen der anderen verunreinigt wurden.

Die 4 Pilze scheinen ohne Wahl alles abgestorbene Pflanzenmaterial zu bewohnen.

III. Wachstum und Stickstoffbindung auf stickstoffarmem Substrat.

Die in der historischen Einleitung kurz berührte, zum Teil recht schwach begründete Kritik, welche die bisherige Literatur erfahren hat, veranlaßt mich in diesem Hauptabschnitt zu einer etwas breiten Darstellung versuchstechnischer Einzelheiten und zu einer eingehenden Widerlegung von Einwänden, die im Sinne der erwähnten Kritik gegen meine Resultate könnten erhoben werden.

A. Methode und Resultate von Kulturversuchen unter möglichst weitgehendem Ausschluß von gebundenem Stickstoff.

Die Zusammensetzung der verwendeten Nährlösung wurde schon in dem Abschnitt über das Isolierungsverfahren (S. 261) mitgeteilt (100 ccm destilliertes Wasser + 0,1 g Monokaliumphosphat + 0,02 g Magnesiumsulfat + Spuren von Natriumchlorid und Ferrosulfat + 2,0 — 5,0 g Dextrose). Alle Chemikalien waren von E. Merck in Darmstadt unter der ausdrücklichen Bezeichnung „garantiert N-frei" bezogen. Bei der Herstellung und Aufbewahrung der Nährlösung wurde mit peinlichster Sorgfalt verfahren. Sämtliche dabei benützten Glasgefäße wurden vor der Benützung entweder mehrere Tage in eine Lösung von Kaliumbichromat in verdünnter Schwefelsäure eingelegt, oder mit einer Lösung von Kaliumbichromat in konzentrierter Schwefelsäure unmittelbar vor der Verwendung ausgespült, so daß die Glaswände von den anhaftenden, eventuell stickstoffhaltigen Verbindungen völlig befreit wurden.

Das zum Spülen der Gefäße und zur Darstellung der Nährlösung verwendete destillierte Wasser wurde, wenn es nicht gerade frisch hergestellt war, durch Aufkochen von seiner wesentlichsten Stickstoff-Verunreinigung, dem in Laboratoriumsluft wohl stets vorhandenen Ammoniak, befreit.

Die Nährlösung wurde in Mengen von 25—50, oder von genau 100 ccm in Erlenmeyerkolben verteilt, deren Größe so gewählt war,

daß nur ihr unterster, weitester Teil angefüllt wurde. In die so hergerichteten Kulturen wurden nach der Sterilisation (z. T. $^1/_2$ Stunde in strömendem Dampf, z. T. nur $^1/_4$ Stunde im Autoklaven bei 120—130°) mit geradem Platindraht Sporen aus den reinen Agarplatten übertragen.

Die geimpften Kulturen wurden sofort in einem vor flüchtigen Stickstoffverbindungen, wie Ammoniak und Amidokörpern, Stickoxyden und Nitrokörpern geschützten Raum aufgehoben. Als solcher hatte mir bei einer kleinen Zahl der Versuche die früher erwähnte

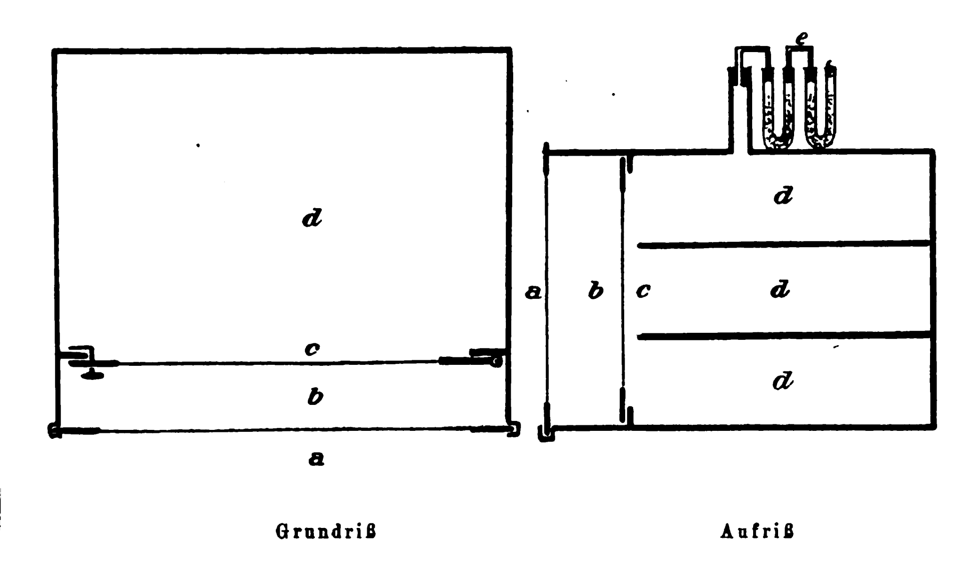


Fig. 1. $^1/_{10}$ nat. Größe. Erklärung im Text.

Vorrichtung gedient. Zur gleichzeitigen Unterbringung von vielen Kulturen und namentlich bei Verwendung großer Kolben war sie viel zu unpraktisch. Den weitaus größten Teil der Kulturen habe ich daher in einem geräumigen, gutgelöteten Zinkkasten untergebracht, dessen Konstruktion und Ausmaß aus der beigefügten Skizze verständlich werden. Die Außenluft hatte zum Kulturraum *(d)* nur auf zwei Wegen Zutritt, auf denen ihr durch konzentrierte Schwefelsäure und starke Kali- oder Natronlauge die flüchtigen Stickstoffverbindungen entzogen wurden: a) durch den „Vorraum" *(b)* zwischen Schieber *(a)* und Tür *(c)*, b) durch die beiden in der Decke des Kastens eingedichteten U-Röhren *(e)*. Der Gasaustausch durch die Fugen von Schieber

und Tür und durch die beiden mit Bimssteinstücken angefüllten U-Röhren konnte nur ein sehr langsamer, die Wirkung der Absorptionsmittel mußte also eine sehr vollständige sein. Der Kasten hatte neben seiner Geräumigkeit den großen Vorteil, daß ihm jederzeit Kulturen zur Untersuchung entnommen werden konnten, ohne daß bei dem kurzen Öffnen eine erhebliche Verunreinigung der Kulturen mit Stickstoffverbindungen zu befürchten war (vergl. Fig. 1).

Im Sommer 1905 war der Kasten einige Wochen im Laboratorium aufgestellt, nachher aber in dem kleinen, dem Institut angebauten Versuchsgewächshaus, wo die Luft nicht durch gelegentliches Arbeiten mit Chemikalien verunreinigt war.

In der folgenden Tabelle ist die Anzahl der Kulturen angegeben, die mit *Alternaria, Macrosporium, Hormodendron* und *Cladosporium* unter den eben beschriebenen Kautelen angelegt wurden.

	Alternaria	*Macrosporium*	*Hormodendron*	*Cladosporium*
Kleine Kulturen mit 2 % Dextrose . .	2	1	0	2
Kleine Kulturen mit 5 % Dextrose . .	14	13	12	15
Große Kulturen mit 5 % Dextrose . .	4	3	4	3
Gesamtzahl:	20	17	16	20

Schon nach 2—3 Tagen zeigten sich in allen diesen Kulturen die ersten Mycelflocken, und nach 4—5 Tagen war auch die Fruktifikation regelmäßig im Gange. Alle 4 Pilze bildeten im Laufe von wenigen Wochen sehr kräftige, namentlich in den nur 25 ccm haltenden Kulturen die ganze Nährlösung erfüllende Mycelien. Dabei zeigten sich nur wenige spezifische Differenzen:

Alternaria entwickelte meist nur 1—2 große, häufig der Glaswand ansitzende, wollige Mycelien. Auffallend war in den Flüssigkeitskulturen gegenüber den Agarplatten die sehr kräftige vegetative Entwicklung. Häufig sah man über der Nährlösung einen üppigen graubraunen Hyphenfilz, in welchem Sporen nicht zu finden waren. Diese Erscheinung ist zurückzuführen auf den hohen Feuchtigkeitsgehalt der im Kolben stagnierenden Luft. An Agarplatten läßt sie sich durch Aufbewahrung in feuchter Kammer ebenfalls hervorrufen. — Die Färbung der Mycelien ist anfänglich hell graubraun, später wird sie dunkler, jedoch nicht so sehr wie bei den 3 anderen Formen.

Macrosporium lieferte wie *Alternaria* meist nur ein einziges großes krauses Mycel. Die Erklärung dieser Tatsache ist leicht zu geben: Die flaschenförmigen Sporen von *Alternaria* und die eiförmigen

bis kugeligen Sporen von *Macrosporium* lösen sich beim Impfen als einzige, eben noch sichtbare schwarze Masse vom Platindraht los und setzen sich häufig an der Glaswand fest, während sich die kleinen Sporen von *Hormodendron* und *Cladosporium* in der Flüssigkeit verteilen, so daß hier zahlreiche kleine, dort nur wenige große Mycelien entstehen. — Zuweilen zeigte auch *Macrosporium* über der Lösung einen Filz steriler Hyphen. Die Regel ist jedoch die frühzeitige Entwicklung der Conidien. Die Nährlösung erscheint dann meist schwarz bestäubt.

Hormodendron bildete meist zahlreiche kleinere, oft zusammenfließende Räschen von radiär-strahligem Bau. Am Boden der Kultur erreichten sie meist nur eine geringe Größe. Die Fruktifikation war auf die oberflächlichen Rasen beschränkt. Sie trat frühzeitig auf, lange bevor das vegetative Wachstum des Mycels abgeschlossen war. Durch die dichte Häufung der baumförmig verästelten Conidienstände gewann die Flüssigkeitsoberfläche ein fein pulveriges Aussehen. Ihre olivgrüne Färbung ging mit zunehmendem Alter, ebenso wie das Grün der submersen Mycelpartien immer mehr in ein tiefes Grünschwarz über.

Cladosporium war in den ersten Tagen nach der Impfung von *Hormodendron* kaum zu unterscheiden. Erst allmählich traten jeweilen die typischen Differenzen hervor: Infolge der „Durchwachsung" der Fruchthypheu (Schostakowitsch, a. a. O.) erhielten die oberflächlichen Rasen ein kraus-wolliges Aussehen. Nur anfänglich war olivgrüne Färbung zu beobachten, sehr bald ging sie über in ein schmutziges Grau. Die untergetauchten Teile wurden auch hier mit zunehmendem Alter fast schwarz.

Keiner der 4 Pilze machte jemals den Eindruck des Hungerns, wie er auf ungenügenden Nährlösungen an andern Formen zu beobachten ist. An Üppigkeit des Wachstums standen sie kaum hinter den gut mit Pepton und Rohrzucker genährten Kulturen von *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* zurück, während diese beiden Pilze dem äußeren Scheine nach auf der von absichtlichen Stickstoffzusätzen freien Lösung nur ein kümmerliches Dasein fristeten (vergl. die im Anhang mitgeteilten analytischen Daten über *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*).

Auch wenn zu der gewöhnlichen „stickstofffreien" Lösung Zusätze von 0,5—1,0 % Kalisalpeter gefügt wurden, erfolgte nur eine sehr geringe Steigerung des Wachstums. Agarplatten mit Zusätzen von je 1 % Pepton, Asparagin, Ammoniumsulfat oder Natriumnitrat,

welche zur Prüfung auf Bakterienreinheit aus einer Reihe kleiner Kulturen mit den verschiedenen Pilzen geimpft wurden, ergaben kein erheblich stärkeres Wachstum. Das Anwachsen erfolgte sogar eher langsamer als in den gewöhnlichen Platten ohne besondern Stickstoffzusatz.

Aus dem bis jetzt Mitgeteilten ergibt sich als Resultat: **Die 4 Pilze *Alternaria tenuis, Macrosporium commune, Hormodendron cladosporioides* und *Cladosporium herbarum* sind befähigt zum normalen Wachstum auf einem Substrat, dem Stickstoffverbindungen nicht absichtlich zugesetzt sind, und unter Bedingungen, welche eine Absorption flüchtiger Stickstoffverbindungen aus der Luft beinahe undenkbar erscheinen lassen.**

Durch diese Tatsache darf man sich nicht, wie J. Vogel (S. 175) sich ausdrückt, „zur Annahme einer Stickstoffassimilation verleiten lassen“ [1]). Die Assimilation des elementaren Stickstoffs ist nur eine der beiden Erklärungsmöglichkeiten. Es wäre auch denkbar, daß die geringen, bei den Kulturen als Verunreinigungen sicher nicht ganz ausgeschlossenen Mengen von gebundenem Stickstoff den sehr anspruchslosen Pilzen ihr ergiebiges Wachstum gestatteten.

Darüber, welche der beiden Möglichkeiten zutrifft, kann einzig die Feststellung der Stickstoffbilanz entscheiden, deren Darstellung der folgende Abschnitt gewidmet ist.

B. Quantitative Untersuchungen über die Stickstoffbindung.

Die im folgenden angegebenen Stickstoffwerte wurden alle nach einer Modifikation der Kjeldahlschen Methode gewonnen, wie sie im Laboratorium des Kantonschemikers von Basel-Stadt, Herrn Prof. Dr. H. Kreis, für Stickstoffbestimmungen verwendet wird. Für die liebenswürdige Einführung in diese Methode bin ich Frl. Dr. Ch. Ternetz zu großem Dank verpflichtet.

Zur Oxydation verwendete ich ein Gemisch von 20 ccm reiner konzentrierter Schwefelsäure mit 1 g kristallisiertem Kupfersulfat und 8 g kristallisiertem Kaliumsulfat. Die Oxydation wurde fortgesetzt bis

---

1) Vogel (a. a. O.) macht dies den Autoren zum Vorwurf, welche bei Schimmelpilzen Stickstoffbindung gefunden haben. Dagegen muß betont werden, daß es sich bei den von ihm zitierten Autoren — Berthelot fehlt in seiner Aufzählung — um Folgerungen aus analytischen Daten und nicht um bloße „Annahme“ handelt. Auf dieser Stufe der „Annahme“ scheint es zu stehen, wenn man wie Vogel die Brefeldschen Untersuchungen als Gegenbeweise ansieht.



zur völligen Klärung des Kolbeninhalts. Nach dem Erkalten wurde dieser, meist zu einer bläulichweißen Masse erstarrt, mit ca. 200 ccm destilliertem Wasser quantitativ in einen stets peinlich sauber gehaltenen Kupferkolben übergeführt und unter Zusatz von 100 ccm 30proz. Natronlauge und von wenig Zink (zur Verminderung des „Stoßens") durch ein Kühlrohr in ein abgemessenes Quantum (meist ca. 10 ccm) entsprechend verdünnter, nahezu $^1/_{10}$ normaler Schwefelsäure überdestilliert. Durch Zurücktitrieren mit Natronlauge (mit Methylorange als Indikator) ergab sich nach einigen Reduktionsrechnungen der Stickstoffgehalt der untersuchten Probe vermehrt um denjenigen der zur Analyse benützten Reagenzien. Dieser letztere wurde für jede neue Portion von konzentrierter Schwefelsäure in mindestens 2 „blinden Versuchen" bestimmt unter Innehaltung genau gleicher Reagenzienmengen wie bei den Analysen. Alle als Stickstoffgehalte angegebenen Zahlen sind durch Berücksichtigung dieser „blinden Versuche" gewonnen. Der Titer der Maßflüssigkeiten wurde vor und nach jeder Analysenreihe sorgfältig in mehreren Parallelbestimmungen ermittelt.

Bei der Analyse einer großen Kultur mit 100 ccm Nährlösung wurde folgendermaßen verfahren:

Die Nährlösung wurde vom Mycel möglichst vollständig durch ein gewogenes Filter abgegossen, das Mycel selbst im Kulturkolben mit destilliertem Wasser (entweder frisch hergestellt oder aufgekocht) ausgewaschen und schließlich, nachdem das Waschwasser ebenfalls durch das Filter abgegossen war, auf das Filter gegeben. Zur Beschleunigung der Filtration mußte stets abgesaugt werden. Mycel und Filter wurden bei 100° getrocknet, gewogen und dann auf Stickstoff analysiert. Das Filtrat wurde auf ein bestimmtes Volumen, meist 200—250 ccm gebracht; von der so erhaltenen Lösung dienten Portionen von 25 und 50 ccm zur Stickstoffbestimmung, aus deren Ergebnis nach Abzug des „blinden Versuches" durch Multiplikation der Stickstoff im Gesamtfiltrat gefunden wurde. Das Gesamtfiltrat zu analysieren, war nicht möglich. Bei einer Reihe von Kulturen mußte ein Teil zu Dextrosebestimmungen erhalten bleiben, und zudem beanspruchte schon die Oxydation von 50 ccm ca. $2^1/_2$ proz. Dextroselösung im günstigsten Fall $1^1/_2$ bis 2 Stunden, häufig deren 3, sodaß an die Analyse größerer Mengen nicht zu denken war, wenn diese auch eine weit größere absolute Genauigkeit im Endresultat ergeben hätte.

Bei den steril gehaltenen Nährlösungen gestaltete sich die Untersuchung gleich wie bei den von den Mycelien abfiltrierten Nährlösungen.

Ich muß darauf verzichten, alle Analysen ausführlich anzugeben, da die Übersichtlichkeit der Resultate bei einer derartigen mit Zahlen überladenen Darstellung allzu sehr leiden würde. Als Beispiele teile ich im folgenden zunächst die vollständigen Protokolle zweier Analysen mit, neben den zur Berechnung der Resultate nötigen Titerbestimmungen und „blinden Versuchen".

Titerbestimmungen[1]).

Zur Umrechnung der abgelesenen Volumina von Schwefelsäure und Natronlauge auf $^1/_{10}$ normale Säure resp. Lauge dienten die Ergebnisse folgender Bestimmungen:

a) Für die „blinden Versuche" und für die Stickstoffbestimmungen in „Mycel + Filter".

Es wurden 22,53 ccm $^1/_{10}$ normaler Lösung von Kaliumtetraoxalat in 3 parallelen Bestimmungen neutralisiert durch

22,70 ccm NaOH; 1 ccm NaOH entsprach also 0,9925 ccm $^1/_{10}$ n. NaOH
22,80 „ „ 1 „ „ „ „ 0,9882 „ „ „
22,78 „ „ 1 „ „ „ „ 0,9899 „ „ „

1 ccm NaOH entsprach also im Durchschnitt **0,9899** ccm $^1/_{10}$ n. NaOH.

Von der gleichen Natronlauge waren nötig zur Neutralisation

von 25,00 ccm H_2SO_4 . . . . 22,00 ccm, von 1 ccm H_2SO_4 also 0,8800 ccm
„ 25,02 „ „ . . . . 22,02 „ „ 1 „ „ „ 0,8800 „
„ 25,01 „ „ . . . . 22,02 „ „ 1 „ „ „ 0,8804 „
im Durchschnitt 0,8801 „

1 ccm H_2SO_4 entsprach also im Durchschnitt **0,8746** ccm $^1/_{10}$ n. H_2SO_4 (= 0,8801 × 0,9899).

b) Für die Stickstoffbestimmungen in den abfiltrierten Lösungen.

Es wurden 25,00 ccm $^1/_{10}$ normaler Lösung von Kaliumtetraoxalat in 2 parallelen Bestimmungen neutralisiert durch

25,12 ccm NaOH; 1 ccm NaOH entsprach also 0,9952 ccm $^1/_{10}$ n. NaOH
25,09 „ „ 1 „ „ „ „ 0,9964 „ „ „

1 ccm NaOH entsprach also im Durchschnitt **0,9958** ccm $^1/_{10}$ n. NaOH.

---

1) Die Anwendung der sehr bequemen Einstellung der Natronlauge mit Kaliumtetraoxalat verlangte Phenolphthaleïn als Indikator, während zur Einstellung der Säure auf die Lauge mit Methylorange gearbeitet wurde. Bei ausschließlicher Verwendung von Phenolphthaleïn zur Titerbestimmung würden sich nach Kontrollbestimmungen sämtliche Werte für die Stickstoffgehalte sogar noch etwas (um wenige Hundertstel Milligramme) höher stellen, als sie im folgenden verzeichnet sind.

Von der gleichen Natronlauge waren nötig zur Neutralisation
von 25,00 ccm H_2SO_4 .... 23,16 ccm, von 1 cm H_2SO_4 also 0,9264 ccm
„ 25,00 „ „ .... 23,13 „ „ 1 „ „ „ 0,9252 „
„ 25,00 „ „ .... 23,13 „ „ 1 „ „ „ 0,9252 „
im Durchschnitt 0,9256 „

1 ccm H_2SO_4 entsprach also im Durchschnitt **0,9217** ccm $^1/_{10}$ n. H_2SO_4
(= 0,9256 × 0,9958).

„Blinde Versuche".

a) Mit den Reagenzien und einem leeren Filter:

Bei der Destillation vorgel. H_2SO_4	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Zur Titration verbrauchte NaOH	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. NaOH	Durch NH_3 neutralisierte $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Äquivalente Menge N [1]
10,00 ccm	8,74 ccm	8,28 ccm	8,19 ccm	0,55 ccm	0,77220 mg
10,00 „	8,74 „	8,20 „	8,11 „	0,63 „	0,88452 „

Mittlerer N-Gehalt von Filter + Reagenzien .... **0,82836** mg
Abweichung des Mittelwertes von der Einzelbestimmung ..... ± 0,05616 „

b) Mit den Reagenzien allein:

Bei der Destillation vorgel. H_2SO_4	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Zur Titration verbrauchte NaOH	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. NaOH	Durch NH_3 neutralisierte $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Äquivalente Menge N
10,02 ccm	8,75 ccm	8,30 ccm	8,21 ccm	0,54 ccm	0,75816 mg
10,00 „	8,74 „	8,35 „	8,26 „	0,48 „	0,67392 „

Mittlerer N-Gehalt der bei einer Analyse verwendeten Reagenzien . . **0,71604** mg
Abweichung des Mittelwertes von der Einzelbestimmung...... ± 0,04212 „

Analyse der Kultur von *Alternaria*.

Datum der Impfung: 16. Februar 1907.
Datum der Untersuchung: 30. März 1907.
Alter der Kultur: 42 Tage.

a) Trockengewichtsbestimmung:

Gewicht von Mycel + Filter + Wägglas . . 12,4316 g
Gewicht von Filter + Wägglas ...... 12,2861 „
Gewicht des Mycels .... **0,1455** „

b) Stickstoffbestimmung in Mycel + Filter:

Bei der Destillation vorgel. H_2SO_4	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Zur Titration verbrauchte NaOH	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. NaOH	Durch NH_3 neutralisierte $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Äquivalente Menge N
10,00 ccm	8,74 ccm	7,50 ccm	7,42 ccm	1,32 ccm	1,85328 mg

N-Gehalt von Mycel + Filter + Reagentien .... **1,85328** mg

1) 1 ccm $^1/_{10}$ n. H_2SO_4 ist äquivalent 1,404 mg N.

c) Stickstoffbestimmung in 25 ccm des auf 200 ccm gebracht. Filtrats:

Bei der Destillation vorgel. H_2SO_4	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Zur Titration verbrauchte NaOH	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. NaOH	Durch NH_3 neutralisierte $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Äquivalente Menge N
10,00 ccm	9,21 ccm	8,33 ccm	8,29 ccm	0,92 ccm	1,29168 mg
10,00 „	9,21 „	8,38 „	8,34 „	0,87 „	1,22148 „

Mittlerer N-Gehalt von 25 ccm Filtrat + Reagenzien . . . . **1,25658** mg
Abweichung des Mittelwertes von der Einzelbestimmung . . . . . ± 0,03510 „

d) Zusammenstellung der Resultate:

Trockengewicht des Mycels . . . 145,5 mg

N in 25 ccm Filtrat + Reagenzien 1,25658 ± 0,03510 mg
N in den Reagenzien . . . . . 0,71604 ± 0,04212 „
N in 25 ccm Filtrat . . . . . 0,54054 ± 0,07722 „
N im Gesamtfiltrat . . . . 8 × (0,54054 ± 0,07722) = **4,32432** ± 0,61776 mg
N in Mycel + Filter + Reagenzien 1,85328 mg
N in Filter + Reagenzien . . . 0,82836 ± 0,05616 mg
N im Mycel. . . . 1,85328 — 0,82836 ± 2 × 0,05616 = **1,02492** ± 0,11232 mg
Gesamt-N in der Kultur . . **5,34924** ± 0,73008 mg

Analyse der Kultur von *Macrosporium*.

Datum der Impfung: 16. Februar 1907.
Datum der Untersuchung: 30. März 1907.
Alter der Kultur: 42 Tage.

a) Trockengewichtsbestimmung:

Gewicht von Mycel + Filter + Wägglas . . 16,4175 g
Gewicht von Filter + Wägglas . . . . . 16,3043 „
Gewicht des Mycels . . . . **0,1132** g

b) Stickstoffbestimmung in Mycel + Filter:

Bei der Destillation vorgel. H_2SO_4	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Zur Titration verbrauchte NaOH	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. NaOH	Durch NH_3 neutralisierte $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Äquivalente Menge N
10,00 ccm	8,74 ccm	7,58 ccm	7,50 ccm	1,24 ccm	1,74096 mg

N-Gehalt von Mycel + Filter + Reagenzien . . . . **1,74096** mg

c) Stickstoffbestimmung in 25 ccm des auf 200 ccm gebracht. Filtrats:

Bei der Destillation vorgel. H_2SO_4	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Zur Titration verbrauchte NaOH	Umgerechnet auf $^1/_{10}$ n. NaOH	Durch NH_3 neutralisierte $^1/_{10}$ n. H_2SO_4	Äquivalente Menge N
10,00 ccm	9,21 ccm	8,35 ccm	8,31 ccm	0,90 ccm	1,26360 mg
10,00 „	9,21 „	8,32 „	8,28 „	0,93 „	1,30572 „

Mittlerer N-Gehalt von 25 ccm Filtrat + Reagenzien	1,28466 mg
Abweichung des Mittelwertes von der Einzelbestimmung	± 0,02106 „

d) Zusammenstellung der Resultate:

Trockengewicht des Mycels . . .	118,2 mg	
N in 25 ccm Filtrat + Reagenzien	1,28466 ± 0,02106 mg	
N in den Reagenzien	0,71604 ± 0,04212 „	
N in 25 ccm Filtrat	0,56862 ± 0,06318 „	
N im Gesamtfiltrat	8 × (0,56862 ± 0,06318) =	**4,54896** ± 0,50544 mg
N in Mycel + Filter + Reagenzien	1,74096 mg	
N in Filter + Reagenzien . . .	0,82836 ± 0,05616 mg	
N im Mycel. . . .	1,74096 — 0,82836 ± 2 × 0,05616 =	**0,91260** ± 0,11232 mg
Gesamt-N in der Kultur . .		**5,46156** ± 0,61776 mg

Der Zusammenstellung der Analysenresultate habe ich noch einige Bemerkungen vorauszuschicken:

1. Sämtliche Gewichte sind in Milligrammen angegeben. Die Stickstoffgehalte sind aus den durch die Rechnung gefundenen 5—6stelligen Werten auf 2 Dezimalen abgerundet worden, da schon aus theoretischen Gründen bei einer Einzelbestimmung die zweite Stelle nach dem Komma nicht mehr sicher sein kann.

2. Es sind jeweilen 3 Zahlen übereinander angegeben. Sie haben folgende Bedeutung: Die mittlere, großgedruckte Zahl stellt einen wahrscheinlichsten Mittelwert dar, die obere einen möglichen, aber unwahrscheinlichen größten, die untere einen möglichen, aber unwahrscheinlichen kleinsten Wert. Bei den Kulturen vom 16. Februar 1907 wurden diese Grenzwerte durch Berücksichtigung der in den beiden Beispielen angeführten Abweichungen hergeleitet. Aus den an diesen und an zwei weiteren gleichzeitigen Analysen, die im Anhang mitgeteilt sind, beobachteten Abweichungen ergab sich ein Mittelwert (± 0,10 (179)), aus dem dann für die übrigen Analysen durch Rechnung gleichfalls Grenzwerte abgeleitet wurden[1]).

3. Die kleinen Kulturen von *Macrosporium* und von *Cladosporium*, beide vom 11. Juli 1906, wurden in toto analysiert, sodaß in der tabellarischen Zusammenstellung nur der „Gesamt-N der Kultur“ angegeben werden konnte.

1) Nur für den „N im Mycel“ konnten die Abweichungen von 0,11 direkt herübergenommen werden. Für den „N im Filtrat“ mußten sie aus dem angegebenen Mittelwert berechnet werden, da bei der Untersuchung der Kulturen vom 25. August 1906 u. a. zum Teil andere Verdünnungsverhältnisse vorlagen.

A. Stickstoffgehalte der Kulturen.

1. *Alternaria tenuis.*

Art und Alter der Kultur	Trockengewicht des Mycels	N im Mycel	N im Filtrat	Gesamt-N der Kultur
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 6. XI. 05, untersucht 6. VI. 06 Alter: 212 Tage	287,5	0,54 0,43 0,32	5,15 4,84 4,53	5,69 5,27 4,85
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 15. XII. 06 Alter: 112 Tage	125,3	1,18 1,07 0,96	1,64 1,23 0,82	2,82 2,30 1,78
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 30. III. 07 Alter: 42 Tage	145,5	1,13 1,02 0,91	4,93 4,32 3,71	6,06 5,34 4,62

2. *Macrosporium commune.*

Art und Alter der Kultur	Trockengewicht des Mycels	N im Mycel	N im Filtrat	Gesamt-N der Kultur
Kleine Kultur in 25 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 11. VII. 06, untersucht: 10. VIII. 06 Alter: 30 Tage				0,48 0,38 0,28
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 20. XII. 06 Alter: 117 Tage.	90,6	1,09 0,98 0,87	3,39 2,88 2,37	4,48 3,86 3,24
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 30. III. 07 Alter: 42 Tage	113,2	1,02 0,91 0,80	5,05 4,55 4,05	6,07 5,46 4,85

3. *Hormodendron cladosporioïdes.*

Art und Alter der Kultur	Trockengewicht des Mycels	N im Mycel	N im Filtrat	Gesamt-N der Kultur
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 6. XI. 05, untersucht: 30. V. 06 Alter: 205 Tage	156,8	2,31 2,20 2,09	0,53 0,22 ?	2,84 2,42 2,00
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 8. XII. 06 Alter: 105 Tage	177,0	1,36 1,25 1,14	3,39 2,88 2,37	4,75 4,13 3,51
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 27. III. 07 Alter: 39 Tage	191,8	1,05 0,94 0,83	2,36 1,18 0,00	3,41 2,12 0,83

4. *Cladosporium herbarum.*

Art und Alter der Kultur	Trockengewicht des Mycels	N im Mycel	N im Filtrat	Gesamt-N der Kultur
Kleine Kultur in 50 ccm mit 2 °/₀ Dextrose Geimpft: 13. V. 05, untersucht: 5. VII. 05 Alter: 53 Tage	70,0	0,39 0,28 0,17	2,98 2,60 2,22	3,37 2,88 2,49
Kleine Kultur in 25 ccm mit 5 °/₀ Dextrose Geimpft: 11. VII. 06, untersucht: 9. VIII. 06 Alter: 29 Tage				1,13 1,03 0,93
Große Kultur in 100 ccm mit 5 °/₀ Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 8. XII. 06 Alter: 105 Tage	155,1	1,44 1,33 1,22	1,70 1,19 0,68	3,14 2,52 1,90
Große Kultur in 100 ccm mit 5 °/₀ Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 27. III. 07 Alter: 39 Tage	98,5	1,02 0,91 0,80	3,36 2,80 2,24	4,38 3,71 3,04

B. Stickstoffgehalt steriler Nährlösungen verschiedenen Alters

(zu je 100 ccm in gleichgroßen Kolben wie die Kulturen aufbewahrt).

Alter der Nährlösung	N in 25 ccm der Lösung	N in 50 ccm der Lösung	N in 100 ccm der Lösung
Datum der Herstellung: 14. III. 07 Datum der Untersuchung: 19. III. 07 Alter der Lösung: 5 Tage	0,29 0,25 0,21	0,58 0,50 0,42	1,16 1,00 0,84
Datum der Herstellung: 14. III. 07 Datum der Untersuchung: 6. V. 07 Alter der Lösung: 53 Tage	0,30 0,22 0,14	0,60 0,44 0,28	1,20 0,88 0,56
Datum der Herstellung: 14. III. 07 Datum der Untersuchung: 14. V. 07 Alter der Lösung: 61 Tage	0,36 0,28 0,20	0,72 0,56 0,40	1,44 1,12 0,80
Datum der Herstellung: 15. IV. 07 Datum der Untersuchung: 16. V. 07 Alter der Lösung: 31 Tage	0,26 0,23 0,20	0,52 0,46 0,40	1,04 0,92 0,80

Die Zahlen der ersten Kolonne wurden gefunden durch Stickstoffbestimmungen in 50 ccm der auf 200 ccm gebrachten Lösung, die Zahlen der beiden anderen Kolonnen wurden aus denen der ersten durch Rechnung ermittelt.

Die Zusammenstellung B ergibt:

1. Eine Zunahme des Stickstoffgehaltes steriler Nährlösungen findet bei längerem Stehen in dem vor flüchtigen Stickstoffverbindungen geschützten Raum nicht statt.

2. Nährlösungen verschiedener Herstellung zeigen gleiche Stickstoffgehalte.

Die aus der Tabelle sich ergebenden arithmetischen Mittel dürfen also aufgefaßt werden als Anfangs-Stickstoffgehalte der zu den Kulturen benützten Nährlösungen gleicher Zusammensetzung.

Aus der Tabelle folgt als

Mittlerer Anfangs-N-Gehalt von 25 ccm Nährlösung mit 5% Dextrose	0,30 0,24 0,18	mg
Mittlerer Anfangs-N-Gehalt von 50 ccm Nährlösung mit 5% Dextrose	0,60 0,45 0,36	mg
Mittlerer Anfangs-N-Gehalt von 100 ccm Nährlösung mit 5% Dextrose	1,20 0,96 0,72	mg

In den folgenden 4 Tabellen sind diese Mittelwerte mit den Endstickstoffgehalten der Kulturen verglichen. In diesen Tabellen sind gewonnen: die mittleren (großgedruckten) Zahlen durch Subtraktion der mittleren Anfangs- von den mittleren End-Stickstoffgehalten, die oberen durch Subtraktion der kleinsten Anfangs- von den größten Endgehalten, die unteren durch Subtraktion der größten Anfangs- von den kleinsten Endgehalten.

1. *Alternaria tenuis.*

Art und Alter der Kultur	Anfangs-N	End-N	N-Zunahme
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 6. XI. 05, untersucht: 6. VI. 06 Alter: 212 Tage	1,20 0,96 0,72	5,69 5,27 4,85	4,97 4,31 3,65
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht 15. XII. 06 Alter: 112 Tage	1,20 0,96 0,72	2,82 2,30 1,78	2,10 1,34 0,58
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 30. III. 07 Alter: 42 Tage	1,20 0,96 0,72	6,06 5,34 4,62	5,34 4,38 3,32

2. *Macrosporium commune.*

Art und Alter der Kultur	Anfangs-N	End-N	N-Zunahme
Kleine Kultur in 25 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 11. VII. 06, untersucht: 10. VIII. 06 Alter: 30 Tage	0,30 0,24 0,18	0,48 0,38 0,28	0,30 0,14 — 0,02
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 20. XII. 06 Alter: 117 Tage	1,20 0,96 0,72	4,48 3,86 3,24	3,76 2,90 2,04
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 30. III. 07 Alter: 42 Tage	1,20 0,96 0,72	6,07 5,46 4,85	5,35 4,50 3,65

3. *Hormodendron cladosporioïdes.*

Art und Alter der Kultur	Anfangs-N	End-N	N-Zunahme
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 6. XI. 05, untersucht: 30. V. 06 Alter: 205 Tage	1,20 0,96 0,72	2,84 2,42 2,00	2,12 1,46 0,80
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 8. XII. 06 Alter: 105 Tage	1,20 0,96 0,72	4,75 4,13 3,51	4,03 3,17 2,31
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 27. III. 07 Alter: 39 Tage	1,20 0,96 0,72	3,41 2,12 0,83	2,69 1,16 0,37

4. *Cladosporium herbarum.*

Art und Alter der Kultur	Anfangs-N	End-N	N-Zunahme
Kleine Kultur in 50 ccm mit 2% Dextrose Geimpft: 13. V. 05, untersucht: 5. VII. 05 Alter: 53 Tage	0,60 0,48 0,36	3,37 2,88 2,49	3,01 2,40 1,89
Kleine Kultur in 25 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 11. VII. 06, untersucht: 9. VIII. 06 Alter: 29 Tage	0,30 0,24 0,18	1,13 1,03 0,93	0,95 0,79 0,63
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 25. VIII. 06, untersucht: 8. XII. 06 Alter: 105 Tage	1,20 0,96 0,72	3,14 2,52 1,90	2,42 1,66 0,70
Große Kultur in 100 ccm mit 5% Dextrose Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 27. III. 07 Alter: 39 Tage	1,20 0,96 0,72	4,38 3,72 3,04	3,66 2,86 1,84

Alle Kulturen der 4 Pilze ergeben also eine Zunahme an Stickstoff. Nur in zwei Fällen würde aus der Kombination der unwahrscheinlichen ungünstigsten Grenzwerte eine geringe Stickstoffabnahme folgen. Ich halte daher den Schluß für berechtigt:

Die 4 Pilze *Alternaria tenuis*, *Macrosporium commune*, *Hormodendron cladosporioïdes* und *Cladiosporium herbarum* sind als stickstoffbindende Organismen zum Wachstum auf sehr stickstoffarmem[1]) Substrat befähigt.

Die einzigen an sich berechtigten Einwände, die man dagegen erheben kann, sind die folgenden:

1. Die Nichtberücksichtigung der mit den Sporen eingeführten Stickstoffmengen.

Bei dem von mir befolgten Modus der Impfung war es von vornherein aussichtslos, auf analytischem Wege Aufschluß über diese Fehlerquelle zu erhalten. Ich impfte nicht, wie z. B. Saida, mit Sporenaufschwemmungen, sondern übertrug die Sporen direkt mit geradem Platindraht von der Ausgangskultur in die Nährlösung. Dabei handelt es sich um Sporenmassen, die sehr klein, aber von Fall zu Fall sehr verschieden sind. Daß dabei aber nicht Stickstoffmengen von einem bis mehreren Milligrammen in Frage kommen, geht schon aus dem Vergleich der kaum sichtbaren Sporenmassen am Impfdraht mit einem aus Platin (vom spezifischen Gewicht 21,3!!) gefertigten Milligrammgewicht mit Evidenz hervor. Wie hoch sich die bei der Impfung eingeführten Stickstoffmengen unter den denkbar unwahrscheinlichsten Annahmen möglicherweise belaufen könnten, mag die folgende Auseinandersetzung lehren:

An je 10 Sporen der 4 Pilze wurde Länge l und Dicke d gemessen. Zu den sich aus diesen Einzelmessungen für jeden Pilz ergebenden Maximal-, Mittel- und Minimalwerten wurden die Rauminhalte berechnet. Der Berechnung lag zugrunde die Formel für den Inhalt I eines Rotationsellipsoïds mit den Halbaxen

$$a = \frac{l}{2} \text{ und } b = c = \frac{d}{2}:$$

$$I = \frac{4}{3} \pi \frac{l}{2} \cdot \frac{d^2}{4} \text{ oder } I = \frac{1}{6} \pi l d^2$$

Sie ergab für *Macrosporium*, *Homodendron* und *Cladosporium* annähernd richtige, für *Alternaria* wegen der Flaschenform der Sporen etwas zu hohe Werte, was aber nur einer Übertreibung der Annahmen gleichkommt.

1) 0,96 mg N in 100 ccm Nährlösung entspricht einer Konzentration von nur 0,00096 %.

Aus dem Rauminhalt wurde der Stickstoffgehalt einer Spore berechnet unter folgenden, leicht als gewaltig übertrieben zu erkennenden Voraussetzungen:

Spezifisches Gewicht der Spore	1,5
Wassergehalt der Spore	50 %
Rest des Frischgewichts sei Proteinsubstanz mit 16 % Stickstoffgehalt. Das Frischgewicht habe also einen Stickstoffgehalt von	8 %

König verzeichnet für Pilze einen minimalen Wassergehalt von 70,8 % und einen maximalen Stickstoffgehalt der Trockensubstanz (!) von 8,8 %.

In untenstehender Tabelle sind angegeben: die Längen in μ, die Rauminhalte in μ^3 und die Stickstoffgewichte in einer Einheit, welche dem Gewicht von 1 μ^3 Wasser, d. h. also 0,000000001 mg, entsprechen.

Wertvoll sind besonders die Zahlen der zweitletzten Kolonne; Die sicher zu hohen Stickstoffgehalte von einer Million Sporen erreichen noch nicht das Gewicht von 1 mg!

	Länge der Spore	Dicke der Spore	Inhalt der Spore	N-Gehalt einer Spore	N-Gehalt von 1 Million Sporen in mg	1 mg N ist enthalten in . . . Millionen Sporen
	37,5	16,8	5217	626,04	0,626 040	1,597
Alternaria	31,3	13,5	2987	358,44	0,358 440	2,789
	29,5	11,3	1839	220,68	0,220 680	4,531
	23,8	17,5	3816	457,92	0,457 920	2,184
Macrosporium	22,3	15,0	2627	325,24	0,325 240	3,074
	20,0	10,0	1047	125,64	0,125 640	7,959
	10,0	3,8	76	9,12	0,009 120	109,600
Hormodendron	7,3	3,8	55	6,60	0,006 600	151,500
	3,8	3,0	18	3,24	0,003 240	308,600
	11,3	5,8	199	23,88	0,023 880	41,870
Cladosporium	8,8	4,8	106	12,72	0,012 720	78,610
	4,5	3,8	34	4,08	0,004 080	245,100

Um mir ein Urteil über die Zahl der bei einer Impfung übertragenen Sporen zu verschaffen, brachte ich mit dem Platindraht

eine ungewöhnlich große Menge von *Alternaria*-Sporen (das Ende des Drahtes war auf etwa 0,5 cm vollständig geschwärzt) in einen Tropfen Wasser und legte nach gleichmäßiger Verteilung ein Deckglas auf. Mit Hilfe von Okularnetzmikrometer und Kreuztisch wurden etwas mehr als $^2/_3$ der ganzen Deckglasfläche abgezählt. Aus dem Resultat — 1744 — wurde durch Umrechnung unter beträchtlicher Aufrundung die Zahl von 2500 Sporen gefunden. Daß der Stickstoffgehalt dieser überaus großen, bei den Impfungen sicher nie erreichten Zahl weit hinter dem zurückbleibt, was analytisch irgendwie nachgewiesen werden kann, ist klar.

Die hohen Werte, die Saida (a. a. O.) als Stickstoffgehalte der Impfungen angibt — bei *Acrostalagmus cinnabarinus* 0,4438 mg — erklären sich nur aus dem Arbeiten mit ungemein sporenreichen Aufschwemmungen.

2°. Der Stickstoff findet sich in der sterilen Nährlösung in einer der benützten Bestimmungsmethode unzugänglichen, aber durch den Pilz verwertbaren Form.

Dieser bei der Untersuchung der sterilen Lösung nicht gefundene Stickstoff (Stickoxyde oder deren Hydrate, Nitroverbindungen u. a.) wird vom Pilz in die nach Kjeldahl bestimmbare Form des Eiweiß-Stickstoffes übergeführt. Nun muß aber auf Grund der Darstellungsart der Dextrose, des unreinsten und zugleich quantitativ dominierenden Bestandteiles der Nährlösung, angenommen werden, daß die Hauptmasse der stickstoffhaltigen Verunreinigungen von Eiweißkörpern oder von deren Spaltungsprodukten gebildet wird, und daß nur ein relativ geringer Anteil aus Körpern besteht, deren Stickstoffgehalt nicht nach Kjeldahl bestimmt werden kann.

Durch die Gegenwart des Traubenzuckers in der zur Oxydation mit konzentrierter Schwefelsäure benützten Lösung. würden aber offenbar diese Körper ebenfalls nach der Kjedahlschen Methode bestimmbar werden (vgl. über die Methode von Asboth: Fresenius, S. 734). Eine Unrichtigkeit der Stickstoffbestimmung in der sterilen Nährlösung ist somit ausgeschlossen. Der prinzipiell zulässige zweite Einwand hat in dem hier vorliegenden Fall keine Bedeutung.

Es ist in Anbetracht der schon wiederholt erwähnten abschätzigen Kritik, welche die ähnlichen Resultate Anderer erfahren haben, nicht überflüssig, auf einige der dabei immer wiederkehrenden Bedenken kurz einzutreten. Wohl die detaillierteste Aufzählung

gibt uns Berthold Heinze (S. 41)[1]): Außer der Nichtberücksichtigung der geimpften Sporenmengen, deren Belanglosigkeit ich für meinen Fall bereits dargelegt habe, bleiben noch übrig „von etwa möglichen Fehlerquellen“:

1. „relativ kleine zu Stickstoffbestimmungen verwendete Mengen Kulturflüssigkeit;

2. „die verschiedenen möglichen Fehler bei der Ausführung der Stickstoffbestimmungen selbst;

3. „der teilweise sehr hohe Zuckergehalt in seiner eventuellen Beeinflussung der Bestimmungsmethode;

4. „die möglichen Unterschiede bei Kontrollbestimmungen, . .

5. „etwaige nicht ausgeschlossene Rechnungsfehler.“

1. und 3. sind als Fehlerquellen eliminiert durch die Ausführung paralleler Bestimmungen in steriler und in bewachsener Nährlösung. Beide müßten in gleichem Sinne durch die unter 1. und 3. genannten Umstände beeinflußt werden, sodaß am Wert ihrer Differenz nichts geändert wird.

2. und 4. verlieren ihre für das Resultat verhängnisvolle Bedeutung durch die Anführung der Grenzwerte neben dem Mittelwert. Auch die unwahrscheinliche Kombination der größten Anfangs- mit den kleinsten Endgehalten liefert völlig gleichsinnige Resultate wie die alleinige Benützung der Mittelwerte. Die beiden bereits erwähnten Ausnahmen, deren eine sich zudem auf eine 25 ccm-Kultur bezieht, vermögen die Richtigkeit der in den Tabellen auf S. 276 u. S. 277 niedergelegten Resultate nicht zu erschüttern.

„Gelegentliche“ Rechnungsfehler sind natürlich nie ganz ausgeschlossen; daß aber durch sie die Resultate ganzer Analysenreihen gleichsinnig beeinflußt werden sollten, wird niemand wahrscheinlich machen wollen.

Nach alledem bleibt die Richtigkeit des S. 278 formulierten Schlusses bestehen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes seien die relativen und absoluten Stickstoffmengen, um die es sich bei den mitgeteilten Untersuchungen handelt, einer kurzen Betrachtung unterworfen.

Vergleicht man die Trockengewichte und Stickstoffzunahmen verschieden alter Kulturen, so wird man finden, daß eine regelmäßige Steigerung beider mit zunehmendem Alter in den von mir

1) Heinze vergißt aber, seine Kritik auch auf die Angaben anzuwenden, welche nach ihm und anderen die Unzuverlässigkeit der angefochtenen Resultate erweisen sollen.

untersuchten Kulturen nicht stattfindet. So hat z. B. die 212 Tage alte Kultur von *Alternaria* allerdings mehr Trockengewicht gebildet und mehr Stickstoff gebunden als die nur 112 Tage alte Kultur. Die bloß 43 tägige Kultur übertrifft die 112tägige aber beinahe ebenso sehr wie die 212tägige an Trockengewicht und an gebundenem Stickstoff. Ähnliche Unregelmäßigkeiten zeigen alle anderen Pilze. Alle diese Differenzen von Kultur zu Kultur finden ihre natürliche Erklärung in den Verschiedenheiten der eingeimpften Sporenmenge und in der verschiedenartigen Verteilung der Sporen in der Flüssigkeit. Eine reichliche Impfung läßt eine größere Trockenernte voraussehen, bei dichterer Zusammenlagerung der Sporen (und damit auch der auswachsenden Hyphen) sind die Lebensbedingungen durch die Konkurrenz verschlechtert. Durch Zusammenhalten der zahlreichen in dieser Hinsicht bestehenden Möglichkeiten werden die beobachteten Unregelmäßigkeiten im Verhalten der einzelnen Kulturen leicht verständlich.

Es ist natürlich unter diesen Umständen schwer, die 4 Pilze nach ihrer „stickstoffbindenden Kraft" in eine Rangordnung zu setzen. Verwertet man die Durchschnitte der großen Kulturen in 100 ccm, so erhält man die folgende Reihe:

Macrosporium	3,70 mg
Alternaria	3,34 „
Cladosporium	2,26 „
Hormodendron	1,93 „

Sie hat bei der mangelhaften Vergleichbarkeit dieser Durchschnitte keine unbedingte Zuverlässigkeit.

Auffällig ist die Tatsache, daß bei fast allen Kulturen der Stickstoffgehalt der abfiltrierten Lösungen denjenigen des getrockneten Mycels beträchtlich übersteigt. Sie ist wohl zur Hauptsache zurückzuführen auf die Ausscheidung stickstoffhaltiger Stoffwechelprodukte durch die Pilzhyphen. Einen nach den Erörterungen von S. 278 u. ff. jedenfalls nur geringen Anteil am Stickstoffgehalt der Filtrate dürften die auch von den Filtern nicht zurückgehaltenen Sporen liefern. Daß Sporen die Filter passierten, ließ sich an dem Anwachsen kleiner Mycelien in nicht mehr gebrauchten Resten der Filtrate feststellen.

In der folgenden Tabelle sind in % der zugehörigen Trockengewichte angegeben:

a) die Stickstoffgehalte der Trockensubstanz;
b) die Gesamtstickstoffgehalte der Kulturen;
c) die Mengen des assimilierten Stickstoffs.

(Die beiden in toto analysierten Kulturen von *Macrosporium* und *Cladosporium* sind darin begreiflicherweise nicht berücksichtigt.)

Pilz:	Alter der Kulturen in Tagen	N im Mycel	Gesamt-N der Kultur	Assimilierter N
Alternaria	212	0,15	1,83	1,50
	112	0,85	1,84	1,07
	42	0,70	3,67	3,01
Macrosporium	117	1,08	4,26	3,20
	42	0,80	4,82	3,97
Hormodendron	205	1,40	1,54	0,93
	105	1,71	2,88	1,79
	39	4,90	1,10	0,60
Cladosporium	58	0,40	4,11	3,43
	105	0,86	1,63	1,07
	39	0,92	3,78	2,90

Auch hieraus lassen sich die Unterschiede zwischen den einzelnen Kulturen des gleichen Pilzes deutlich erkennen. Aus dem Vergleich der Zahlen der letzten Reihe ist zu ersehen, daß die älteren Kulturen im Verhältnis zur gebildeten Trockensubstanz weniger Stickstoff assimiliert haben, als die jüngeren Kulturen. Ein konstantes Verhältnis von Trockengewicht und assimiliertem Stickstoff besteht also nicht.

Daß die Stickstoffgehalte und Stickstoffzunahmen in den Kulturen im Verhältnis zu den Trockengewichten geringe sind, stimmt recht gut überein mit dem Ergebnis der mikroskopischen Untersuchung der Pilzmycelien.

Nach Fixierung und Färbung ließen sich nur in den äußersten Spitzen der Hyphen reichliche Protoplasmamassen beobachten, in den älteren Hyphenteilen finden sich nur noch zarte Stränge und Lamellen von Protoplasma zwischen den das Zellumen erfüllenden Fettkugeln. (Davon, daß die stark lichtbrechenden, glänzenden Kugeln wirklich Fett, und nicht etwa ein glykogenartiges Kondensationsprodukt darstellten, habe ich mich durch Lösungsversuche mit Schwefelkohlenstoff, Chloroform, Äther, Benzol und Xylol über-

zeugt; sie ergaben alle positives Resultat, während Glykogenreaktionen, wie Jodfärbung und Hydrolyse gänzlich versagten.) In zahlreichen Zellen läßt sich aber Protoplasma überhaupt nicht mehr sichtbar machen. Daß dabei die Gesamttrockensubstanz eines Mycels prozentualiter nur wenig Stickstoff enthalten kann, liegt klar.

Es erübrigt noch, die in diesem Abschnitte mitgeteilten Zahlenresultate mit denen anderer Autoren zu vergleichen, soweit sich dies überhaupt durchführen läßt.

1. Quantität des assimilierten elementaren Stickstoffs. Nur für 2 meiner Versuchsobjekte, für *Alternaria tenuis* nnd *Hormodendron cladosporioïdes* liegen bis jetzt gleichsinnige Angaben vor. Berthelot erhielt bei *Alternaria* etwas höhere Stickstoffzunahmen als ich, Frank bei *Hormodendron* einen ähnlichen Wert, wie er hier mitgeteilt wurde. Die Vergleichbarkeit der Resultate ist aber durch die Ungleichartigkeit der Kulturbedingungen (Menge und Zusammensetzung der Nährlösung, Aufstellung und Gestalt der Kulturgefäße) stark beeinträchtigt. Dasselbe gilt für den Vergleich mit den an den Pilzen konstatierten Stickstoffzunahmen. Da an eine Umrechnung auf gleiches Alter der Kultur und auf gleiche Mengen von Nährlösung gar nicht zu denken ist, so können nur Durchnittswerte nebeneinander gehalten werden, ohne daß dabei die Bedingung des „ceteris paribus“ erfüllt wäre. Es seien darum auch bloß die in der historischen Einleitung angegebenen Durchschnitte den S. 282 mitgeteilten Durchschnittszahlen an die Seite gestellt. Eine Rangordnung kann daraus in keiner Weise konstruiert werden. Es ist darum auch die chronologische Reihenfolge beibehalten worden. Die für *Aspergillus niger* von verschiedenen Autoren aufgestellten Zahlen wurden absichtlich getrennt angeführt. Berücksichtigt wurden hier auch die im Anhang dieser Arbeit für *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* erwähnten Zahlen [1]).

Wir gewinnen den Eindruck, daß die Menge des gebundenen Stickstoffes je nach dem Zusammentreffen der nur zum Teil in der Hand des Experimentators liegenden Kulturbedingungen sehr verschieden ausfallen kann.

---

1) Als das Manuskript der vorliegenden Arbeit schon zum Drucke abgeliefert war, erschien in Bd. XLIV, Heft 3 der Jahrb. f. wiss. Bot. die neue, umfangreichere Arbeit von Ternetz, worin die Verfasserin die positiven Resultate ihrer Untersuchungen an 5 (wahrscheinlich neuen) *Phoma*-Arten niedergelegt hat. Dieser kurze Hinweis muß hier genügen.

Pilzform	Autor	Publikationsjahr	N-Zunahme im Durchschnitt mg	Zahl der Versuche	Bemerkungen[1])
Alternaria tenuis	Berthelot	1893	6,87	4	auf N-haltiger Lösung
	Der Verfasser	1908	3,34	3	„ N-armer „
Aspergillus niger	Berthelot	1893	7,34	5	auf N-haltiger Lösung
	Puriewitsch	1895	4,51	16	„ N-haltiger „
	Saida	1901	1,42	5	
	Verfasser (Anh.)	1908	1,42	1	„ N-armer „
Hormodendron cladosporioïdes	B. Frank	1893	3,5	1	auf N-freier Lösung
	Der Verfasser	1908	1,93	3	„ N-armer „
Penicillium glaucum	Puriewitsch	1895	3,26	5	auf N-haltiger Lösung
	Verfasser (Anh.)	1908	2,22	1	„ N-armer „
Phoma Betae	Saida	1901	0,85	4	auf N-freier Lösung
			3,33	12	„ N-haltiger „
Mucor stolonifer	Saida	1901	0,89	1	auf N-freier Lösung
			1,77	2	„ N-haltiger „
Endococcus purpurascens	Saida	1901	0,00	1	auf N-freier Lösung
			1,77	3	„ N-haltiger „
„*Oxycoccus*-Pilz“	Ternetz	1904	2,06	5	auf N-freier Lösung
Macrosporium commune	Der Verfasser	1908	3,70	2	auf N-armer Lösung
Cladosporium herbarum	Der Verfasser	1908	2,26	2	auf N-armer Lösung

2. **Die relativen Stickstoffgehalte der Pilztrockensubstanz.** Aus Königs (a. a. O.) Analysen von Fruchtkörpern von Asco- und Basidiomyceten ergibt sich als relativer Stickstoffgehalt der Trockensubstanz:

im Maximum . . . . 8,88 %
im Minimum . . . . 1,70 %
im Mittel . . . . 4,83 %

Aus Czapek (I, S. 79) folgt als relativer Stickstoffgehalt für die Trockensubstanz von Hutpilzen:

im Maximum . . . . 8,19 %
im Minimum . . . . 1,18 %
im Mittel . . . . 3,83 %

1) Als „N-frei“ wurde die Lösung bezeichnet, wenn weder qualitative noch quantitative Angaben über ihren N-Gehalt vorliegen, als „N-arm“, wenn keine besonderen N-Zusätze gemacht wurden, die Analysen aber einen geringen N-Gehalt ergaben.

Für Conidien von *Aspergillus oryzae* gibt Aso (zitiert bei Czapek I, S. 80) 6,38% als Stickstoffgehalt an.

Die Zahlen der zweiten Kolonne auf S. 283 liegen zum größten Teil unter dem von Czapek verzeichneten Minimum. Richtiger ist es vielleicht, aus dem auf S. 282 erörterten Grunde die relativen Mengen des assimilierten Stickstoffes zum Vergleich mit den Königschen und Czapekschen Werten zu benützen. Sie sind fast ausnahmslos höher als die im aufgefangenen Mycel bestimmten relativen Mengen, ja von der 42 tägigen Kultur von *Macrosporium* wird der Czapeksche Mittelwert von 3,83% sogar überstiegen.

Wenn auch die relativen Stickstoffmengen bei *Alternaria*, *Macrosporium*, *Hormodendron* und *Cladosporium* im allgemeinen niedriger sind als die aus Czapek und König entnommenen Werte, so kann doch damit keineswegs nach dem Beispiel Vogels (a. a. O.) ein Argument gegen die Stickstoffbindung gewonnen werden. „Außerordentlich niedrig" erscheinen übrigens die Stickstoffgehalte stickstoffbindender Pilze Vogel hauptsächlich darum, weil er sie mit „in normaler Weise ernährten Bakterien" mit Stickstoffgehalten zwischen 10 und 12%, und nicht, wie es wohl einzig berechtigt ist, mit Pilzen verglichen hat.

Die zwischen meinen und den aus Czapek und König zitierten Zahlen bestehende Differenz verliert an Bedeutung, wenn man bedenkt, daß der Stickstoffgehalt der Fruchtkörper von Ascomyceten und Basidiomyceten nicht ohne weiteres auch bei Hyphomyceten erwartet werden darf. Ein hoher Stickstoffgehalt der Trockensubstanz bei stickstoffbindenden Hyphomyceten kann überhaupt gar nicht vorausgesehen werden, da die Bindung elementaren Stickstoffes den Aufbau der Eiweißkörper aller Wahrscheinlichkeit nach erheblich erschwert.

IV. Untersuchungen über einige formale Lebensbedingungen der stickstoffbindenden Pilze.

Von den formalen Lebensbedingungen bot die Kohlenstoffquelle das größte Interesse. Den Untersuchungen über die Eignung verschiedener organischer Verbindungen zur Deckung des Kohlenstoffbedarfs und des Energieverbrauchs schicke ich die Resultate einer kleinen Zahl von Versuchen voraus, die über den Einfluß von Licht und Temperatur sowie über das Sauerstoffbedürfnis angestellt wurden.

A. Licht, Temperatur und Sauerstoff.

1. Licht. Da ich meine Pilze alle an Orten fand, an denen sie während des ganzen Tages sehr intensiv beleuchtet waren, so konnte vermutet werden, daß das Licht in irgend welcher Weise ihr Wachstum und damit auch die Stickstoffbindung beeinflusse. Zur Orientierung wurden im November 1906 folgende Versuche angestellt:

Von *Alternaria, Macrosporium, Hormodendron* und *Cladosporium* wurden je 4 kleine Kulturen (in 25 ccm) angelegt. Es wurden aufbewahrt:

die Kulturen I unter einer weißen Glasglocke in diffuser Beleuchtung im Institutsgewächshaus;

die Kulturen II unter Glasglocke, verdunkelt durch einen schwarz bezogenen Pappzylinder, im Dunkelzimmer;

die Kulturen III in einem Zinkkasten mit Blauscheibe;

die Kulturen IV in einem Zinkkasten mit Rotscheibe, III und IV in diffusem Licht neben I.

Die Versuche ergaben, daß weder die vegetative Entwicklung noch die Fruktifikation durch das Licht beeinflußt wurden. Alle 4 Pilze entwickelten im Dunkeln Mycel und Conidien ebenso gut wie in diffusem Licht beliebiger Qualität.

Die Angabe von Schostakowitsch (a. a. O.), es seien die Conidienträger von *Hormodendron* positiv heliotropisch, fand ich durch eine Wahrnehmung an einer Agarkultur bestätigt: Die Platte war mit starkem blauem, für das Auge völlig lichtdichtem Papier derart umschlossen, daß nur ein kleines Segment unbedeckt blieb. Die mikroskopische Beobachtung bei schwacher Vergrößerung ergab nach wenigen Tagen, daß die Conidienträger zum größten Teil nach diesem Ausschnitt hinneigten.

Bei den 3 anderen Formen waren solche heliotropische Erscheinungen nicht zu bemerken.

2. Temperatur. Alle 4 Pilze wurden vornehmlich im Herbst und während des Winters isoliert. Die Feststellung, ob auch bei verhältnismäßig niederen Temperaturen ein Wachstum stattfinde, und ob etwa eine Empfindlichkeit gegen sommerlich hohe Wärmegrade bestehe, war daher wünschenswert.

Am 6. November 1906 wurden daher folgende 3 Serien (zu je einer Kultur von *Alternaria, Macrosporium, Hormodendron* und *Cladosporium*) angesetzt:



Serie I im Thermostaten bei Temperaturen zwischen 27,0° und 28,0° (Mittelwert 27,5°);

Serie II im Versuchsgewächshaus unter Glasglocke bei Temperaturen zwischen 15° und 22° (Mittelwert 17,1°);

Serie III im Freien unter Eiskühlung in einem doppelwandigen Zinkkasten bei Temperaturen zwischen — 0,5° und 9,0° (Mittelwert 2,2°).

Der Zustand dieser 3 Serien am 4. Dezember 1906, also nach 28 Tagen, ist in der folgenden Tabelle registriert. Darin bedeutet:

3 reichliches Wachstum und reichliche Fruktifikation,

2 gutes Wachstum und deutliche Fruktifikation,

1 schwaches Wachstum ohne oder nur mit spärlicher Fruktifikation.

	Maximum . . 28,0° Minimum . . 27,0° Mittel . . . 27,5°	Maximum . . 22,0° Minimum . . 15,0° Mittel . . . 17,1°	Maximum . . 9,0° Minimum — 0,5° Mittel . . . . 2,0°
Alternaria tenuis	3	3	1
Macrosporium commune	3	3	1
Hormodendron cladosporioïdes	2	3	2
Cladosporium herbarum		3	2

Am besten gediehen alle 4 Pilze bei der mittleren Temperatur von 17,1° in Serie II. In Serie III, bei der mittleren Temperatur von nur 2,2° waren alle 4 Kulturen gehemmt, die von *Hormodendron* und *Cladosporium* merklich weniger als die der beiden anderen Formen. In Serie I, bei der relativ hohen Mitteltemperatur von 27,5° wuchsen *Alternaria* nnd *Macrosporium* ebenso gut wie in Serie II, *Hormodendron* war dagegen stark gehemmt. Die *Cladosporium*-Kultur in Serie I ist steril geblieben.

Als Parallele zu diesem experimentellen Ergebnis führe ich die Häufigkeit an, mit der ich die einzelnen Pilze zu den verschiedenen Jahreszeiten fand. Ich verweise dabei auf die Zusammenstellung am Schlusse des Abschnittes II. Die Isolierungen fielen zum größten Teil in das Sommersemester 1905 (April, Mai und Juni) und in die erste Hälfte des folgenden Wintersemesters (Oktober, November, Dezember). Die Fundzahlen der 4 Pilze sind für diese Monate in der untenstehenden Tabelle zusammengestellt. Die beigefügten Monatsmittel der Temperaturen entstammen den Aufzeichnungen des Basler meteorologischen Bureaus.

Monate	Okt. 05	Nov. 05	Dez. 05	April 06	Mai 05	Juni 05
Beobacht. Monatsmittel d. Temp.	5,3°	4,5°	1,7°	9,0°	12,3°	17,7°
Normalmittel aus 40jähr. Beob.[1])	9,2°	4,7°	0,6°	9,6°	13,3°	17,1°
Alternaria tenuis	1	1	0	2	4	1
Macrosporium commune ...	1	0	0	0	2	0
Hormodendron cladosporioïdes	3	4	0	0	1	0
Cladosporium herbarum ...	1	0	3	1	1	0

In den Herbst- und Wintermonaten treten *Hormodendron* und *Cladosporium*, in den wärmeren Frühlingsmonaten *Alternaria* und *Macrosporium* stärker hervor. Aus der chronologischen Zusammenstellung ergibt sich also im wesentlichen das gleiche Resultat wie aus den oben erwähnten Kulturversuchen: Weitgehende Anpassung an verhältnismäßig niedrige Temperaturen (unter 10°), besonders auffallend bei *Hormodendron* und *Cladosporium*.

Eine ausgedehntere Fundstatistik würde dieses Bild ohne Zweifel noch schärfer hervortreten lassen, als das angeführte, zu statistischen Zwecken äußerst bescheidene Zahlenmaterial. Dabei darf aber nicht vergessen werden, daß neben der Temperatur die Häufigkeit der abgestorbenen Pflanzenmassen mindestens ebenso bedeutsam für die zeitliche Verteilung unserer Versuchsobjekte ist.

3. Sauerstoff. Daß die untersuchten 4 Pilze obligat aërobe Organismen sind, ergibt sich mit beinahe absoluter Sicherheit aus ihrem natürlichen Vorkommen.

Der zu beschreibende Versuch vom November 1906 gibt hiefür bloß die Bestätigung.

Kleine Erlenmeyerkulturen (zu 25 ccm) wurden in einer reinen Stickstoffatmosphäre von ca. 600 mm Druck (= ca. $^4/_5$ des Atmosphärendrucks) gehalten. Den nötigen Stickstoff hatte ich mir selbst durch Überleiten von Luft über Rollen von glühendem, frisch reduziertem Kupferdrahtnetz dargestellt. Leider war eine genügende Befreiung der Nährlösung von dem absorbierten Sauerstoff nicht möglich, da die benützte Wasserstrahlpumpe nur eine Verdünnung von 80 mm gestattete. Die Kulturen ergaben sämtlich kleine, aber sterile Mycelien, die sich mit aërob erwachsenen nicht vergleichen ließen. Der wenige, den Kulturen nicht entzogene Sauerstoff hatte für ein bescheidenes Anwachsen genügt. Nachdem er aufgebraucht war, war auch die Entwicklung dauernd gehemmt.

1) Aus den Jahren 1864—1903.

B. Die Kohlenstoffquelle.

Bei allen bis jetzt erwähnten Kulturen wurde ausschließlich Dextrose in einer Konzentration von 2, meistens aber 5% benützt. Auf die Eignung der Dextrose als Kohlenstoffquelle hatten einerseits das natürliche Vorkommen der Pilze, anderseits die Erfahrungen an anderen stickstoffbindenden Organismen, wie *Clostridium Pasteurianum* und *Azotobacter*, hingewiesen.

In der freien Natur kommen für die untersuchten Pilzformen in erster Linie Zellulose und ihre Spaltungsprodukte — darunter auch die Dextrose — als Kohlenstoffquellen in Frage. Es war daher zu prüfen, ob sich die Pilze auf einem Substrat entwickelten, in welchem statt Dextrose Zellulose geboten war. Sorgfältig gereinigte Petrischalen wurden im Oktober 1905 mit sogenannten „aschenfreien" Filtern von 9 cm Durchmesser ausgelegt und mit einer kleinen Menge — etwa 10 bis 15 ccm — der folgenden mineralischen Lösung beschickt.

100 ccm destilliertes Wasser,
0,1 g Monokaliumphosphat,
0,02 g Magnesiumsulfat,
Spuren Natriumchlorid und Ferrosulfat.

Sämtliche Pilze lieferten in diesen Kulturen Mycelien, welche das ganze Filter mit einem dunkeln Schleier bedeckten. Auch die Fruktifikation erfolgte, namentlich bei *Macrosporium*, sehr ausgiebig.

In Hängetropfen der gleichen mineralischen Lösung wurden kleine Stückchen von Jute- und Nesselfaser (erstere verholzt) von den aus den Sporen auswachsenden Hyphen stellenweise dicht umsponnen. Ob dabei die Fasern von den Hyphen durchbohrt oder bloß oberflächlich korrodiert wurden, konnte in den betreffenden Kulturen nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Dafür, daß dies wirklich geschieht, spricht das Verhalten der Pilzhyphen in den abgestorbenen Stengeln, die nun allerdings nicht Reinkulturen des einen oder andern Pilzes darstellen.

In dem dürren Stengel von *Lappa*, der mir den Hauptstamm von *Hormodendron* geliefert hatte, war das ganze zentrale und das randständige Parenchym von Pilzhyphen nach allen Richtungen durchzogen; in den randständigen Parenchymkomplexen, sowie in fast allen Siebteilen war ein großer Teil der Zellwände zerfallen. Es fand sich an diesen Stellen reichliches Hyphengewirr. Selbst in den dickwandigen Bastfasern konnten nach Färbung mit Kongo-

rot leicht auf Quer- und Längsschnitten Pilzhyphen gefunden werden. Die eine der Figuren gibt ein Querschnittsbild wieder. Den Wänden der Fasern liegen im Innnern die Hyphen eng an. Sichtbar sind von den Hyphen die je nach deren Verlauf kreisförmigen bis langgestreckten Querschnitte (in der Figur dunkel gehalten).

In dem ungefärbten Querschnitt des Stengels einer größeren Umbellifere (wahrscheinlich *Heracleum*) waren in den Bastfaserwänden reichlich Korrosionen zu sehen, die sich aber durchaus nicht als Tüpfelkanäle deuten ließen. Sie fanden sich nur in der einen und nicht wie Tüpfelkanäle in den beiden anstoßenden Wänden. Auch in der Figur heben sich die Korrosionen von den Tüpfelkanälen recht deutlich schon durch ihre zum Teil unregelmäßige Form ab.

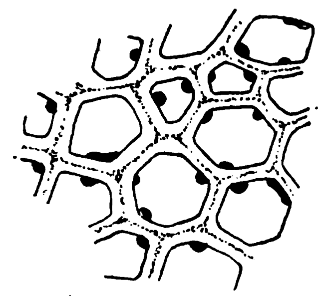


Fig. 2. Querschnitt durch ein Bastbündel von *Lappa minor*. Im Innern der Bastfasern sind die Pilzhyphen erkennbar (nach einem mit Kongorot gefärbten Präparate). Vergr. 900.

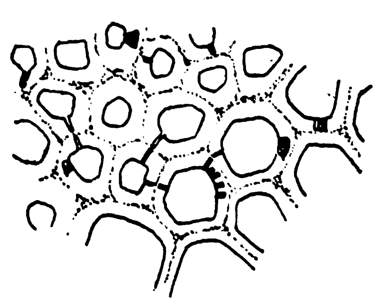


Fig. 3. Querschnitt durch ein Bastbündel einer Umbellifere (*Heracleum?*). Die Wände der Bastfasern zeigen Corrosionen (nach einem ungefärbten Präparate). Vergr. 900.

An dieser Stelle sei erwähnt, daß sich in den untersuchten Stengeln Eiweißreste weder durch Jodreaktion noch mit dem Millonschen Reagens nachweisen ließen. Es handelte sich immer um die nach der Fruchtreife zurückbleibenden, ausgedörrten Reste. Sie, und nicht etwa die noch vegetierenden Pflanzen, sind es, die von den Pilzen bewohnt werden. Nicht das spärliche Eiweiß, das da und dort in einem derartigen Stengel sich noch findet, sondern die reichen Vorräte an Kohlehydraten in Form der Zellwände werden vom Pilze hauptsächlich gesucht und ausgenützt. Für diese Auffassung spricht nicht nur die in Kulturen festgestellte Befähigung zur Verwertung von elementarem Stickstoff, die sich wohl in allmählicher Anpassung an die natürlichen Ernährungsverhält-

nisse entwickelt haben mag, sondern auch die relativ große Spezialisierung der Ansprüche an die Beschaffenheit des kohlehydratischen Materials, wie sie durch den Ausfall der beiden folgenden Versuchsreihen gelehrt wird.

Zu der S. 290 angegebenen mineralischen Lösung wurden beigefügt als Kohlenstoffquellen: in der Reihe I vom 9. Februar 1906: Glyzerin, Erythrit, Mannit, Arabinose, Dextrose, Saccharose, Laktose, Maltose, Stärke, Inulin und Zellulose in Form von Filtrierpapierfetzen (von „aschenfreien“ Filtern); in der Reihe II vom 25. August 1906: Xylose, Dextrose und Saccharose, wo es sich tun ließ, in Konzentrationen, die 5 % Dextrose äquimolekular waren.

Geimpft wurde in Reihe I mit *Alternaria*, *Macrosporium* und *Hormodendron*, in Reihe II außerdem noch mit *Cladosporium*.

Der Zustand von Reihe I nach 42 und derjenige von Reihe II nach 29 Tagen ist in der folgenden Tabelle schätzungsweise registriert. Für jeden Pilz ist links die vegetative Entwicklung, in der Mitte die Fruktifikation verzeichnet, beides in den Abstufungen 0, 1, 2, 3; die Kolonne rechts enthält jeweilen die Summe der beiden ersten Zahlen als Maß für die Gesamtentwicklung.

Von den beiden äußersten Hauptkolonnen rechts gibt die erste die Quersummen, die zweite die hieraus folgenden Durchschnitte

Reihe	Kohlenstoff-quelle	Konzentration in %	*Alternaria*			*Macrosporium*			*Hormodendron*			*Cladosporium*			Quersumme			Querdurchschn.		
I u. II	ohne C-Quelle		1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	4	0	4	1	0	1
I	Glyzerin . . .	2,60	1	0	1	1	0	1	2	1	3	—	—	—	4	1	5	1,3	0,3	1,6
I	Erythrit . . .	3,35	1	0	1	1	0	1	2	1	3	—	—	—	4	1	5	1,3	0,3	1,6
I	Mannit . . .	5,05	1	0	1	1	1	2	2	2	4	—	—	—	4	3	7	1,3	1,0	2,3
II	Xylose	4,05	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	4	0	4	1	0	1
I	Arabinose . .	4,05	1	0	1	1	1	2	2	2	4	—	—	—	4	3	7	1,3	1,0	2,3
I u. II	Dextrose . .	5,00	3	3	6	3	3	6	3	3	6	3	3	6	**12**	**12**	**24**	**3**	**3**	**6**
I u. II	Saccharose .	9,50	2	0	2	2	0	2	2	1	3	2	1	3	8	2	10	2,0	0,5	2,5
I	Maltose . . .	10,00	3	2	5	3	3	6	3	3	6	—	—	—	9	8	17	3,0	2,6	5,6
I	Laktose . . .	10,00	2	0	2	2	0	2	2	2	4	—	—	—	6	2	8	2	0,6	2,6
I	Stärke	0,60	1	0	1	1	1	2	2	1	3	—	—	—	4	2	6	1,3	0,7	2,0
I	Inulin	?	3	2	5	3	2	5	3	3	6	—	—	—	9	7	16	3	2,3	5,3
I	Zellulose . . .	?	2	2	4	2	2	4	3	2	5	—	—	—	7	6	13	2,3	2,0	4,3
	Summen . . .		21	9	30	21	13	34	27	21	48	6	4	10						
	Durchschn. .		1,8	0,7	2,5	1,8	1,0	2,8	**2,2**	**1,8**	**4,0**	2,0	1,3	3,3						

der Horizontalreihen an, als Maß für den Wert der betreffenden Verbindung für die 3 oder 4 Pilze.

Am Fuße der Vertikalreihen sind die Summen und Durchschnitte angeführt, als Maß für die Befähigung jedes einzelnen Pilzes, auf verschiedenen Kohlenstoffquellen auszukommen.

Vegetation und Fruktifikation gehen also durchaus nicht überall nebeneinander her. In einem großen Teil der Fälle, ja selbst auf der rein mineralischen Lösung erfolgte die Bildung kleiner steriler Mycelflocken, in anderen stand die Fruktifikation zur vegetativen Entwicklung in keinem Verhältnis.

Weitaus am geeignetsten für alle Pilze war die Dextrose. Ihr schlossen sich an Maltose, Inulin und Zellulose. Geringes Wachstum ergaben Saccharose, Laktose und der allerdings ziemlich verdünnte Stärkekleister. Die beiden Pentosen, Xylose und Arabinose, scheinen sich noch weniger zu eignen. Von den mehrwertigen Alkoholen gestattete einzig Mannit bei *Hormodendron* eine etwas ergiebigere Gesamtentwicklung als die mineralische Kontrolle. Auch die Zellulose hatte eine ziemlich gute Entwicklung gegeben. Daß sie hinter der auf Dextrose erzielten etwas zurückstand, ist darauf zurückzuführen, daß die Zellulose als unlöslicher fester Körper für den Pilz in der Kulturflüssigkeit ungleich schwerer erreichbar ist, als die in gelöstem Zustand in dem ganzen Substrat gleichmäßig verteilte Dextrose.

Von den 4 Pilzen zeigen sich nach den am Fuße der Kolonnen notierten Summen und Durchschnitten *Hormodendron* und aller Wahrscheinlichkeit nach auch *Cladosporium* weniger spezialisiert als *Alternaria* und *Macrosporium*. Überall da, wo diese letzteren nur schwaches Wachstum aufwiesen, auf den mehrwertigen Alkoholen, Arabinose, den Disacchariden Saccharose und Laktose, der Stärke, waren *Hormodendron* und *Cladosporium* ihnen überlegen. Möglicherweise geht die Spezialisierung in den Ansprüchen an die Qualitität der Kohlenstoffquelle der Ausbildung zur Stickstoffassimilation parallel.

Es muß jedoch zum Schlusse dieser Diskussion ausdrücklich betont werden, daß ihr Ergebnis nur für Kulturen Geltung hat, denen Stickstoffverbindungen absichtlich nicht zugesetzt waren. Es ist nach zahlreichen Erfahrungen an anderen Objekten (vgl. hierüber Pfeffers Physiologie und Josts Vorlesungen) gar nicht ausgeschlossen, daß Verbindungen, die sich unter den hier eingehaltenen Bedingungen als gänzlich ungeeignet herausstellten, bei Darbietung von stickstoffhaltigem Material leidlich gute Kohlenstoffquellen ab-

geben. Das relativ gute Gedeihen von *Alternaria, Macrosporium* und *Hormodendron* auf Maltose und Inulin dürfte vielleicht zu erklären sein durch einen möglicherweise nicht sehr niedrigen Stickstoffgehalt der verwendeten Präparate. Für die übrigen Verbindungen ist eine derartige Eventualität jedoch ausgeschlossen.

Den eben besprochenen Versuchen über die Eignung verschiedener Verbindungen als Kohlenstoffquellen mögen noch einige Angaben folgen über den

Dextroseverbrauch in einer Anzahl großer Kulturen in 100 ccm Lösung. Bestimmungen des Dextroseverbrauches wurden vorgenommen in den beiden Kulturreihen vom 25. August 1906 und vom 16. Februar 1907. Dabei wurde folgendermaßen verfahren:

Von dem Gesamtfiltrat, meist 200 ccm, wurde ein Teil derart verdünnt, daß eine Lösung mit weniger als 1 % Dextrose resultierte. Je 25 ccm derselben dienten zur Bestimmung nach der von Fresenius (S. 595) beschriebenen Methode von Allihn. Es unterblieb jedoch die Reduktion des gefällten Kupferoxyduls, da parallele Versuche mir gezeigt hatten, daß die Wägung des Oxyduls ebenso brauchbare Resultate gab wie die des metallischen Kupfers. Aus den Dextrosemengen in 25 ccm des verdünnten Filtrats wurden durch entsprechende Multiplikation die Dextrosemengen im Gesamtfiltrat berechnet, wobei sich natürlich die absolute Genauigkeit erheblich verminderte, so daß die mitgeteilten Zahlen nur auf 0,02 bis 0,03 g genau sein können.

In den Kulturen vom 25. August 1906 sind die Dextrosemengen für jeden Kolben gesondert abgewogen worden. Sie betrugen nur wenig mehr oder weniger als 5 g. Bei den Kulturen vom 16. Februar 1907 wurden auf einen Liter Lösung 50,0 g abgewogen, sodaß auf 100 ccm 5,00 g Dextrose entfielen.

Nebenstehend ist in einer Tabelle verzeichnet: Alter, Dextroseverbrauch, Trockengewicht und assimilierter Stickstoff. Es beziehen sich die Zahlen der oberen Horizontalreihen jeweils auf die Kultur vom August 1906, die der unteren auf diejenige vom Februar 1907.

Der Dextroseverbrauch übersteigt regelmäßig das gebildete Trockengewicht um einen recht ansehnlichen Betrag:

Auf 1 g Trockensubstanz kommt bei

	Alternaria	*Macrosporium*	*Hormodendron*	*Cladosporium*
ein Dextrose- verbrauch von	8,14 g	4,56 g	4,86 g	3,80 g
	3,44 „	4,06 „	4,22 „	4,87 „

Pilzform	Alter der Kultur Tage	Dextrose-verbrauch g	Trocken-gewicht mg	Assi-milierter N mg
Alternaria tenuis	112	1,02	125,3	1,34
	42	0,50	145,5	4,38
Macrosporium commune	117	0,41	90,6	2,90
	42	0,46	113,2	4,50
Hormodendron cladosporioïdes	105	0,86	177,0	3,17
	39	0,81	191,8	1,16
Cladosporium herbarum	105	0,59	155,1	1,66
	39	0,48	98,5	2,86

Die Zahlen decken sich bei den 3 letzten Formen verhältnismäßig gut. Bei *Alternaria* besteht zwischen der älteren und der jüngeren Kultur eine sehr auffällige, mir einstweilen unerklärliche Differenz. Weitgehende Übereinstimmung darf anderseits bei diesen und ähnlichen Werten keineswegs erwartet werden: die im Stoffwechsel auftretenden Quantitätsrelationen sind nicht in dem Maße konstant wie bei einer einfachen chemischen Umsetzung. Hier handelt es sich bloß um die Feststellung, daß der Dextroseverbrauch das Trockengewicht durchweg weit übersteigt.

Es ist unmöglich anzugeben, wie viel von dem Gesamtverbrauch auf den Aufbau der Trockensubstanz und wieviel auf „Dissimilation" entfällt. Nach 6 von Jost (a. a. O.) mitgeteilten Elementaranalysen verschiedener Objekte enthält die pflanzliche Trockensubstanz im Mittel 45,9% Kohlenstoff, Dextroseanhydrid enthält 40,0%. Zur Deckung des Kohlenstoffbedarfs von einem Gramm Trockensubstanz wäre also ca. 1,12 g Dextroseanhydrid nötig. Wenn diese Berechnung auch für die untersuchten Pilze zulässig sein sollte, so würde der zu dem Aufbau der Trockensubstanz verwendete Anteil recht beträchtlich hinter dem „dissimilierten" Anteil zurückstehen.

Mehr Interesse als das Verhältnis $\frac{\text{Dextroseverbrauch}}{\text{Trockengewicht}}$ beansprucht die quantitative Beziehung des Dextroseverbrauchs zu dem assimilierten Stickstoff. Aus der Tabelle folgt, daß auf 1 g verbrauchter Dextrose an Stickstoff gebunden wurden bei

	Alternaria	*Macrosporium*	*Hormodendron*	*Cladosporium*
i. d. Kultur v. 25. VIII. 06	1,31 mg	7,07 mg	3,69 mg	2,81 mg
i. d. Kultur v. 16. II. 06	8,74 „	9,78 „	1,43 „	5,96 „
im Durchschnitt	5,02 „	8,92 „	2,56 „	4,38 „

Diese Zahlen übertreffen weit die von Winogradsky (II, S. 353) für *Clostridium Pasteurianum* ermittelten Werte: bei 20tägiger Kultur 1,22 mg im einen, 1,34 mg im anderen Fall. Sie decken sich annähernd mit den von Ternetz für den „*Oxycoccus*-Pilz" mitgeteilten: bei 31tägiger Kultur 6,34 mg bei dem einen, 9,97 mg bei einem zweiten Versuch. Diese höheren Zahlen von Ternetz und mir erklären sich dadurch, daß die Dextrose von den untersuchten Pilzen normal veratmet und nicht, wie von *Clostridium Pasteurianum*, vergoren wird. Zur Erreichung eines bestimmten Energiegewinnes ist bei der Vergärung eine größere Dextrosemenge nötig als bei der Veratmung.

Dafür, daß von *Alternaria*, *Macrosporium*, *Hormodendron* und *Cladosporium* die Dextrose veratmet wird, spricht folgendes:

1. Alle 4 Pilze sind obligat aërobe Organismen.

2. Azidimetrische Bestimmungen in der vom Mycel abfiltrierten Lösung ergaben, daß eine Säuerung des Substrats nicht stattfand.

3. Gasentwicklungen waren in keiner einzigen Kultur zu beobachten.

4. Eine Anzahl kleiner Kulturen, welche in einem abgeschlossenen Volum von Sauerstoff bei einer dem Sauerstoffteildruck in der Atmosphäre entsprechenden Verdünnung gehalten wurden, hatten nach ca. 3 Tagen ungefähr 0,16 g Kohlendioxyd gebildet, wie eine rohe, sicher zu niedrig ausgefallene Bestimmung (Fällung von Baryumkarbonat aus Barytwasser) ergeben hatte. Dabei war der Manometerstand im Rezipienten unverändert geblieben. Es mußte also ebenso viel freier Sauerstoff verbraucht worden sein, als Kohlendioxyd gebildet wurde, ein Verhältnis, das der normalen Verbrennung des Traubenzuckers entspricht.

Die Kohlenstoffquelle wird somit auch von *Alternaria tenuis*, *Macrosporium commune*, *Hormodendron cladosporioïdes* und *Cladosporium herbarum* besser ausgenützt als von *Clostridium Pasteurianum*.

Nach den durchschnittlich auf 1 g verbrauchter Dextrose gebundenen Stickstoffmengen erhalten wir die gleiche „Rangordnung" wie bei Berücksichtigung der absoluten Werte: *Macrosporium*, *Alternaria*, *Cladosporium* und *Hormodendron*.

V. Schlußbetrachtung.

Alle die mitgeteilten und erörterten Beobachtungen an den 4 Pilzformen *Alternaria tenuis*, *Macrosporium commune*, *Hormodendron cladosporioïdes* und *Cladosporium herbarum* weisen darauf hin, daß man es mit Organismen zu tun hat, die an teilweise eng begrenzte Lebensbedingungen angepaßt sind.

Sie gedeihen auf Substraten, die sehr arm an Stickstoffverbindungen und reich an Kohlehydraten sind. Auf deren Kosten verschaffen sie sich aus der Luft den nötigen Stickstoff.

Für *Alternaria tenuis* und *Hormodendron cladosporioïdes* ist diese Behauptung schon früher aufgestellt worden; sie hat durch die vorliegende Arbeit eine nicht unnötige Bestätigung erfahren. Mit *Macrosporium commune* und *Cladosporium herbarum* ist dagegen die Reihe der stickstoffbindenden Organismen um zwei neue Formen bereichert worden.

Alle 4 Pilze gewinnen aber durch ihre eigenartige Lebensweise und ihre überaus große Verbreitung auch quantitativ eine Bedeutung im Kreislauf von Kohlenstoff und Stickstoff. Der in Form der Zellulosegerüste toter Pflanzenteile für die grünen Pflanzen gänzlich wertlose Kohlenstoff wird von den Pilzen bei ihrer Atmung in die Form gebracht, in der er allein von der grünen Pflanze resorbiert werden kann, in die des Kohlendioxyds. Und dieser Prozeß liefert außerdem die Energie zur Überführung des für die meisten Lebewesen unbrauchbaren elementaren Stickstoffes in lebende Substanz, aus welcher er durch weitere Prozesse, wie Eiweißzersetzung und Nitrifikation, in die wertvolle Form von Ammon- und Salpeterstickstoff gebracht werden kann.

Die absoluten Stickstoffmengen, welche durch die untersuchten Pilze und möglicherweise auch durch zahlreiche andere Angehörige der auf abgestorbenem Pflanzenmaterial ansässigen Pilzflora dem Erdboden in dieser Weise wieder zugeführt werden, lassen sich kaum auch nur schätzungsweise berechnen. Es ist aber nicht zu bezweifeln, daß sie neben den von *Clostridium Pasteurianum*, *Azotobacter* und vielleicht auch anderen Bodenbakterien assimilierten Quantitäten nicht allzusehr zurückstehen. Von Henry (S. 411) und Montemartini (S. 1060) wurden wenigstens in gefallenem Laub recht ansehnliche Stickstoffzunahmen nachgewiesen; und nach Montemartinis Versuchen handelte es sich um die Wirkung von Mikroorganismen. Daß dabei Pilze tätig waren, ist nicht festgestellt, scheint aber gar nicht unwahrscheinlich.

Die eigenartige Bedeutung der Stickstoffbindung bei *Alternaria*, *Macrosporium*, *Hormodendron* und *Cladosporium* besteht darin, daß Zellulose und eventuell auch andere, ihr nahestehende Bestandteile pflanzlicher Zellwände als Energiequelle ausgenützt werden. *Clostridium Pasteurianum* und *Azotobacter* sind dazu nicht befähigt.

Anhang: Das Verhalten von *Aspergillus niger* und von *Penicillium glaucum* auf stickstoffarmer Lösung.

Schon oben (S. 267) wurde erwähnt, daß *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* auf der für die anderen Pilze äußerst günstigen Nährlösung ohne absichtliche Stickstoffzusätze nur kümmerlich gediehen. Dieser Bemerkung sei hier noch einiges beigefügt:

Beide Pilze wurden wiederholt aus Reinkulturen auf Brot in den bei den Isolierungsversuchen benützten Agar sowie in die für die anderen Pilze gebrauchte Nährlösung übergeimpft. Auffällig war, daß namentlich *Aspergillus* auf dem festen Nährboden erheblich schlechter wuchs als in der Nährlösung.

Auf dieser gedieh, soweit sich nach Größe und Zahl der Mycelien beurteilen läßt, *Penicillium* stets besser als *Aspergillus*. Das ganze Verhalten der Pilze legte die Vermutung nahe, daß sie nur so lange wuchsen, bis sie den wenigen Stickstoff der Nährlösung aufgezehrt hatten. Unverständlich blieb bei dieser Annahme nur die manchmal recht ausgiebige Fruktifikation.

Am 16. Februar 1907 wurden daher große Kulturen in 100 ccm Nährlösung mit 5 % Dextrose angelegt, völlig parallel zu den gleichzeitig geimpften Kulturen der übrigen Pilze.

Leider sind die beiden Parallelbestimmungen in der Nährlösung von *Aspergillus* verunglückt, so daß nur der Stickstoffgehalt des Mycels angegeben werden kann.

Art und Alter der Kultur	Trockengewicht	N im Mycel	N im Filtrat	Gesamt-N der Kultur
Kultur von *Aspergillus niger* Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 27. III. 07 Alter: 39 Tage	28,9	1,53 **1,42** 1,31	?	?
Kultur von *Penicillium glaucum* Geimpft: 16. II. 07, untersucht: 30. III. 07 Alter: 42 Tage	41,6	1,04 **0,93** 0,82	1,90 **1,29** 0,68	2,94 **2,22** 1,50

In der folgenden Tabelle ist der mittlere Anfangs-Stickstoffgehalt von 0,96 ± 0,24 mg mit dem Endgehalt verglichen:

Pilzform und Alter der Kultur	Anfangs-N	End-N	N-Zunahme
Aspergillus niger Alter: 39 Tage	1,20 0,96 0,72	1,53 (1,42) 1,31	0,81 (0,46) 0,11
Penicillium glaucum Alter: 42 Tage	1,20 0,96 0,72	2,94 2,22 1,50	2,22 1,26 0,30

Aspergillus niger und *Penicillium glaucum* haben in diesen Kulturen ebenfalls, wenn auch nur wenig Stickstoff gebunden. Sie kommen nach ihrer „stickstoffbindenden Kraft" noch unter *Hormodendron*, die am langsamsten arbeitende Form, zu stehen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die 4 Pilzformen *Alternaria tenuis* Nees, *Macrosporium commune* Rbh., *Hormodendron cladosporioïdes* Sacc. und *Cladosporium herbarum* Link, die alle auf abgestorbenen Pflanzenteilen weit verbreitet sind, können isoliert und dauernd kultiviert werden auf Substraten, denen keinerlei Stickstoffverbindungen absichtlich zugesetzt sind.

Die durchgeführten Kulturreihen ergaben nebenbei, daß *Hormodendron cladosporioïdes* und *Cladosporium herbarum* zwei vollständig selbständige Formen und nicht, wie schon mehrfach behauptet wurde, miteinander identisch sind.

2. Die unter allen Vorsichtsmaßregeln aufgestellte Stickstoffbilanz in Kulturen ergibt, daß alle 4 Pilze den elementaren Stickstoff der Luft assimilieren. Unter den eingehaltenen Kulturbedingungen wurden in 100 ccm durchschnittlich gebunden:

von *Macrosporium commune* . . . 3,70 mg Stickstoff
„ *Alternaria tenuis* . . . . . . 3,34 „ „
„ *Cladosporium herbarum* . . . 2,26 „ „
„ *Hormodendron cladosporioïdes* . 1,93 „ „

Die größte Stickstoffzunahme im Betrag von 4,50 mg wurde in einer Kultur von *Macrosporium*, die kleinste, 1,16 mg, in einer Kultur von *Hormodendron* gefunden.

3. Der Stickstoffgehalt der Trockenernten (zwischen 100 und 200 mg) war ein ziemlich niedriger und von Kultur zu Kultur wechselnder. Im allgemeinen betrug er etwas weniger als 1 %. Der assimilierte Stickstoff belief sich meist auf mehr als 1 % (im Maximum bis auf 3,97 %) der Trockenernte.

4. Außer dem bereits bekannten positiven Heliotropismus der Conidienträger von *Hormodendron cladosporioïdes* konnten Beeinflussungen von Wachstum und Fruktifikation durch Beleuchtung nicht beobachtet werden.

5. Alle 4 Pilzformen, vorab *Hormodendron* und *Cladosporium*, sind imstande, bei Temperaturen zwischen 0° und 10° zu wachsen.

6. Alle 4 Formen brauchen zu ihrem Wachstum Sauerstoff, sie sind obligat aërobe Organismen.

7. Als Kohlenstoffquelle ist Dextrose weitaus am geeignetsten. Auf Zellulose, dem unter natürlichen Verhältnissen in erster Linie in Betracht fallenden Kohlehydrat, erfolgt auch in Kulturen reichliches Wachstum. Pentosen oder gar mehrwertige Alkohole sind gänzlich ungenügende Kohlenstoffquellen.

8. Der Dextroseverbrauch in den Kulturen betrug regelmäßig ein Mehrfaches der gebildeten Trockensubstanz.

9. Gärungserscheinungen waren bei keinem der 4 Pilze zu beobachten. Die Dextrose unterliegt der normalen Veratmuung.

10. Damit steht in Zusammenhang, daß die auf 1 g verbrauchter Dextrose assimilierten Stickstoffmengen durchweg größer sind als bei *Clostridium Pasteurianum*, das den Energiewert der Dextrose bei der Vergärung nur unvollständig ausnützt. Auf 1 g verbrauchter Dextrose wurden durchschnittlich assimiliert

von	*Macrosporium commune* . . .	8,92 mg Stickstoff
„	*Alternaria tenuis*	5,02 „ „
„	*Cladosporium herbarum* . . .	4,38 „ „
„	*Hormodendron cladosporioïdes* .	2,56 „ „

11. Der experimentell festgestellten Bindung von elementarem Stickstoff durch die untersuchten Pilze kommt eine große Bedeutung zu im Kreislauf von Kohlenstoff und Stickstoff. Der für die meisten Organismen nicht verwertbare atmosphärische Stickstoff wird in gebundene Form übergeführt und damit den Lebensprozessen zugänglich gemacht. Der Vorgang, der die Energie zu dieser Leistung zu liefern hat, die Veratmung der für die grünen

Pflanzen wertlosen toten Zellulosemassen, hat zum Endprodukt das Kohlendioxyd, das die einzige Kohlenstoffquelle für die chlorophyllführenden Pflanzen und damit eigentlich das erste Rohmaterial zum Aufbau organischer Substanz darstellt.

12. Die schon oft wiederholte Angabe, daß auch *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* elementaren Stickstoff binden, wird durch die Untersuchung von je einer Kultur bestätigt.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Basel auf Anregung und unter Aufsicht von Herrn Prof. Dr. Alfred Fischer ausgeführt. Meinem verehrten Lehrer spreche ich auch an dieser Stelle für das meinen Untersuchungen stets entgegengebrachte Interesse und für die mancherlei wertvollen Ratschläge den besten Dank aus.

Literatur-Verzeichnis.

Berthelot, Recherches nouvelles sur les microorganismes fixateurs de l'azote libre. Comptes rendus der Pariser Akademie., Bd. CXVI. 1893.

Boussingault, Agronomie, Bd. II.

Czapek, I, Biochemie der Pflanzen, Bd. II.

— II, Untersuchungen über die Stickstoffgewinnung usw. Hofmeisters Beiträge z. chem. Physiol. u. Pathol., Bd. II, 1902.

Costantin, Sur les variations des *Alternaria* et des *Cladosporium*. Revue générale de Botanique, 1889.

Frank, B., I, Lehrbuch der Botanik, Bd. I.

— II, Die Stickstoffbindung in der Pflanzenwelt. Botanische Zeitung, 1893.

Fresenius, Anleitung zur quantitativen chemischen Analyse, Bd. II, 6. Auflage, 1905.

Heinze, Sind Pilze imstande, den elementaren Stickstoff der Luft zu verarbeiten und den Boden an Gesamtstickstoff anzureichern? Annales mycologici, vol. IV, 1906,

Henry, in Journal d'agriculture pratique, 1897, II.

Janczewsky, *Cladosporium herbarum* i jego najpospolitsze na zbozu towarzysze, 1894.

Jodin, Du rôle physiologique de l'azote. Comptes rendus d. Pariser Akademie, Bd. LV, 1862.

Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

Koch, A., Die Bindung von freiem Stickstoff durch freilebende niedere Organismen. Lafars Handbuch der technischen Mycologie, Bd. III.

König, Chemie der menschlichen Nahrungs- und Genußmittel, 4. Auflage, 1903, Bd. I.

Laurent, Recherches sur le polymorphisme du *Cladosporium herbarum*. Annales de l'Institut Pasteur, Bd. II, 1888.

Montemartini, Le fissazione del'azoto atmosferico durante la decomposizione delle foglie cadute dagli alberi. Le stazioni sperimentali agrarie italiane, Bd. XXXVIII, 1905.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. Bd.: Stoffwechsel.

Puriewitsch, Über Stickstoffassimilation bei den Schimmelpilzen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XIII, 1895.

Saida, Über Assimilation freien Stickstoffes durch Schimmelpilze. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XIX, 1901.

Schostakowitsch, Über die Bedingungen der Konidienbildung bei Rußtaupilzen. Flora, 1895. Ergänzungsband.

Ternetz, Die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes durch einen torfbewohnenden Pilz. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Bd. XXII, 1904.

Vogel, Die Assimilation des freien, elementaren Stickstoffes durch Mikroorganismen. Centralblatt für Bakteriologie usw, 2. Abteilung, Bd. XV, 1906.

Winogradsky, I, *Clostridium Pasteurianum*, seine Morphologie und seine Eigenschaften als Buttersäureferment. Centralblatt für Bakteriologie usw., 2. Abteilung, Bd. IX, 1902.

— II, Sur l'assimilation de l'azote gazeux par les microbes. Comptes rendus der Pariser Akademie, Bd. CXVIII, 1894.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band LXV.

Preis dieses Heftes für Abonnenten . . . 12 Mk. 75 Pfg.,
für den Einzelverkauf 15 Mk. 75 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Fünfundvierzigster Band. Drittes Heft.

Mit 47 Textfiguren und 3 Tafeln.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1908

Alle Zusendungen für die Redaction bittet man zu richten an Pr[illegible] Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Seite

Ausgegeben im März 1908.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,

für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Der aufsteigende Strom in der Pflanze. I.

Von

J. M. Janse.

Mit 18 Textfiguren.

Die ersten grundlegenden Versuche über die Bewegung des Wassers in der Pflanze wurden, wie bekannt, schon vor etwa 175 Jahren von Stephan Hales in seinem berühmt gebliebenen Werke[1]) beschrieben.

Seitdem war die Wasserbewegung so oft der Gegenstand mehr oder weniger ausführlicher Untersuchungen, daß wohl kein Teil der Pflanzenphysiologie so sehr bevorzugt worden ist.

Trotzdem ist man auch jetzt noch nicht zu einem allgemein anerkannten, relativ befriedigenden Abschluß jenes Problems gelangt, weil man sich selbst über die Grundlagen einer Theorie noch nicht völlig hat einigen können. Da die zahlreichen Untersuchungen unsere Tatsachen-Kenntnis zu einer überaus reichen gemacht haben, hätte man mit Recht ein befriedigenderes Resultat erwarten dürfen.

In dieser Arbeit möchte ich nun versuchen, die Theorie der Wasserbewegung durch eine andere Behandlungsweise des Problems zu fördern.

Bei den theoretischen Betrachtungen ging man in den früheren Arbeiten fast immer von dem erhaltenen Versuchsergebnisse aus und suchte aus diesen die Wirkung der betreffenden Faktoren zu ermitteln. Eine solche, deduktive, Behandlungsweise erzielt zwar eine gute Einsicht in die beobachteten Erscheinungen, sie ist jedoch, speziell bei einer so verwickelten Frage wie die der Wasserbewegung, nicht imstande, den Beweis zu liefern, welche Faktoren dabei maßgebend sind und welche nicht.

---

1) Statical Essays, London, 1731.

Eine unzweideutige Antwort ist dagegen nur durch eine induktive Besprechung zu erzielen, und eine solche ist hier versucht worden.

Wenn neue Ergebnisse kaum erzielt wurden, so hoffe ich, daß die schon vorher erworbenen durch die festere theoretische Grundlage, welche ihnen hier geschaffen wird, an Wert und Brauchbarkeit gewonnen haben werden.

Die Wasserbewegung, sowie jede Massenbewegung überhaupt, erfordert einen Aufwand an Energie. Ein Teil dieses Arbeitsvermögens wird zum Überwinden von Widerständen verschiedenster Art, zumal von Reibung, verbraucht und geht dabei in Wärme über; der andere Teil, welcher allein den nützlichen Effekt hervorruft, findet sich nachher in der bewegten Masse als potentielle Energie (und eventuell, wenn eine relativ große Geschwindigkeit erzielt wurde, außerdem als kinetische Energie) wieder, wie das Gesetz der Erhaltung der Energie es erfordert.

Eine befriedigende Erklärung der Bewegung des Wassers in der Pflanze soll somit angeben, welches die Energiequellen sind, denen das Wasser seine Bewegung verdankt, und in welcher Weise die angewandte Energie verbraucht wird.

Von den verschiedenen Energiequellen, welche sich in der Natur vorfinden, kann die Pflanze, ihrer Organisation wegen, nur einzelne zu ihren Lebenszwecken benutzen. Potentielle und kinetische Energie, Elektrizität, Magnetismus wirken von außen her nicht fördernd auf die Leistungen der Pflanzen ein. Als solche sind nur das Licht, die Wärmeenergie der Umgebung und die chemische Energie verwendbar.

Das Licht übt seinen so wichtigen Einfluß als Energiequelle auf die Pflanze wohl nur bei der Assimilation (Photosynthese) aus.

Die Kalorien, welche die Umgebung (Atmosphäre und Boden) enthält, bilden einen unerschöpflichen Vorrat von Wärmeenergie, welche stets dahin bestrebt ist, die Temperaturdifferenzen zwischen einem Körper und der Umgebung auszugleichen. Sie funktionieren somit als Energiequelle für die Pflanze, wenn in dieser sich Vorgänge abspielen, welche ihre Temperatur herunter zu setzen bestrebt sind.

Die Assimilaten enthalten eine bestimmte Menge chemischer Energie (chemische Spannkraft, von dem Lichte herrührend und

bei der Photosynthese festgelegt), welche durch Zerfall jener Assimilate freigemacht wird. Jede Zelle atmet so lange sie lebt; bei der Atmung findet Zerfall von Assimilaten statt, und somit verfügt jede lebende Zelle in jedem Momente über eine größere oder geringere Menge freier Energie, welche sie nach Belieben, je nach den herrschenden Umständen, anwenden kann.

Nur aus diesen drei Energiequellen überhaupt kann die Pflanze behufs ihrer gesamten Lebenserscheinungen schöpfen und, da das Licht bei der Wasserbewegung kein Arbeitsvermögen liefert, ist man bei diesem Vorgange ausschließlich auf die beiden zuletzt genannten Quellen (Wärme der Umgebung und chemische Spannkraft) angewiesen. Ob sie beide dabei behilflich sind und in welcher Weise, soll nun hier untersucht werden.

Verschiedene physikalische Wirkungen spielen bei der Wasserbewegung eine mehr oder weniger wichtige Rolle; Imbibition der Zellwände, Kohäsion des Wassers und kapillare Erscheinungen in den Gefäßen und Tracheiden sind dabei zwar im Spiele, doch kommen diese als Energiequellen nicht in Betracht.

Jene Wirkungen beruhen nämlich alle auf molekularen Anziehungen, und diese können nur dann Arbeit liefern, wenn die gegenseitige Lage der Moleküle des Wassers und die der festen Substanzen sich fortwährend ändert und zwar so, daß die Anzahl der Wassermoleküle, die in geringer Entfernung von dem festen Körper liegt, unaufhörlich zunimmt. Solches findet jedoch nicht statt, wenn, wie bei der Wasserbewegung, während einige Flüssigkeitsmoleküle angezogen werden, andere, in gleicher Zahl, den festen Körper wieder verlassen; dann beruht die Bewegung somit nur auf einer Auswechselung von unter sich gleichartigen Molekülen, so daß von einer Energieleistung nicht die Rede sein kann.

Bei der Hebung des Wassers innerhalb der Pflanze spielen die Verdunstung in den Blättern und die Wirkung der Wurzeln eine wichtige Rolle, wie solches schon von Hales erkannt worden ist.

Wir wollen nun zuerst diese beiden Faktoren besprechen und sie auf die betreffenden Energiequellen zurückführen, dann erwägen, ob diese zu einer vollständigen Erklärung des Problems ausreichen, und, wenn nicht, die noch fehlenden Energiequellen aufsuchen.

A. Die Transpiration.

Ein abgeschnittener Zweig, mit der Schnittfläche ins Wasser gestellt, nimmt die Flüssigkeit zum Ersatz der verdunsteten Wassermengen auf.

Die Aufnahme kann auch noch stattfinden, wenn der Zweig das Wasser außerdem bis zum Niveau der Schnittfläche emporheben muß, und hieraus erhellt, daß der Zweig imstande ist, Arbeit zu verrichten; es fragt sich nun, aus welcher Energiequelle stammt das angewandte Arbeitsvermögen?

Um das zu untersuchen, wollen wir von der Verdunstung eines sehr einfachen Systems ausgehen (in der Weise wie es vielfach in der Physik üblich ist) und nachher das System Schritt für Schritt komplizieren, sodaß es sich am Ende so weit wie möglich den in der Pflanze herrschenden Verhältnissen anschließt.

I. Das System enthält nur Wasser.

1. Zum Ausgangspunkt wählen wir ein System, welches aus einem Wasserbehälter (*t*, Fig. 1, S. 310) besteht, mit welchem oben eine Reihe lebender Zellen verbunden ist. Die Zellwände, sowie die Wand des Behälters, seien aus Zellulose gebildet und mit Wasser imbibiert. Es sei weiter das ganze System von einer für Luft und Wasser undurchdringbaren Schicht (in der Figur schraffiert gezeichnet) umgeben, welche nur einen Teil der Außenfläche der letzten Zelle *d* freiläßt. Diese Anordnung wurde gewählt, damit sie das letzte Gefäß eines Nervenendes im Blatte mit den daran sich anschließenden Blattzellen vorstelle; die letzte Zelle *d* gehört dann zur Epidermis.

Wir denken uns nun dieses System umgeben von einem abgeschlossenen Luftraume *A*, mit Wasserdampf gesättigt, während die Temperatur überall dieselbe sei.

Unter diesen Umständen wird Gleichgewicht herrschen; alle Membranen sind dann vollständig mit Wasser gesättigt und die Zellen auf normale Turgeszenz gespannt.

Entzieht man nun dem Luftraume *A* eine ganz geringe Menge Wasserdampf, so wird an der freien Wandfläche von *d* ein wenig Wasser verdunsten und zwar soviel, bis die abermalige Sättigung der Atmosphäre aufs neue einen Gleichgewichtszustand hervorruft.

Die Intensität der Verdunstung hängt, wie bekannt, mit verschiedenen Umständen zusammen: mit der Temperatur der transpirierenden Membran sowie mit der der umgebenden Atmosphäre, mit der Größe der verdunstenden Fläche, mit der relativen Feuchtigkeit der Luft und schließlich mit der Kraft, mit welcher die Moleküle der Membran die Wassermoleküle zurückzuhalten suchen[1]. Wenn wir nun die Veränderung der Lage der Moleküle unter sich genauer ins Auge fassen, so erhellt, daß durch die Entfernung einiger Wassermoleküle aus den Attraktionssphären der Zellulosemoleküle, welche die äußerste Membranschicht bilden, ihre potentielle Energie wächst. Diese Vergrößerung wird sich dahin äußern, daß die Zelluloseteilchen andere Wassermoleküle zu sich ziehen, welche sie aus der nächst inneren, jetzt relativ wasserreicheren, Membranschicht beziehen werden.

Der Wasserverlust, welchen die äußerste Membranschicht anfangs erlitt, ist dann über die beiden äußeren Schichten verteilt worden, und so geht es Schritt für Schritt nach innen zu weiter.

---

1) Eine Substanz (organisiert oder nicht organisiert) wird sich imbibieren (mit Wasser oder mit anderen Flüssigkeiten), wenn ihre Moleküle auf die Moleküle der Flüssigkeit eine größere Anziehungskraft ausüben als auf die benachbarten Substanzmoleküle. Dann schieben sich die Flüssigkeitsmoleküle zwischen die der Substanz ein, welche letztere dadurch voneinander entfernt werden. Darum geht Imbibition stets mit Volumvergrößerung zusammen (das Wasser lagert sich somit nicht in präexistierende, feine Kapillarräume ein; daher sind Imbibition und Kapillarität prinzipiell gänzlich verschiedene Vorgänge).

Bei der Imbibition verliert das System: Substanz + Wasser an potentieller Energie, und daher können sich imbibierende Substanzen Arbeit verrichten (quellende Erbsen, sich verkürzendes Tau usw.), oder auch es kommt statt der verlorenen Energie Wärme zum Vorschein (trockene Stärke erwärmt sich bei Imbibition um 10—12° C.).

Bei Imbibition werden die ersten Flüssigkeitsmoleküle von denen der Substanz mit sehr großer Kraft angezogen, die weiteren jedoch um so schwächer, je mehr ihrer sich schon in der Attraktionssphäre eines bestimmten Substanzmoleküls befinden. Ist die Substanz unter den herrschenden Umständen (Temperatur, Art der gebotenen Flüssigkeit usw.) vollkommen gesättigt, so übt sie gar keine Anziehung mehr auf die Flüssigkeit aus.

Wenn einer sich imbibierenden Substanz eine Lösung anstatt reines Wasser geboten wird, so werden die Wassermoleküle nicht nur von der Substanz, sondern auch von den Molekülen des gelösten Stoffes angezogen, und dies verursacht, daß die Substanz sich nicht mehr völlig mit Wasser sättigen kann; denn sobald ihre Anziehungskraft gesunken ist bis auf den Wert, mit welchem die Moleküle des gelösten Stoffes das Wasser in der Flüssigkeit zurückzuhalten suchen, hört die Imbibition auf. Dann ist wieder ein Gleichgewichtszustand eingetreten, welcher derart ist, daß die Substanz, in reines Wasser übergebracht, wieder Wasser aufnimmt, weil sie dieser Flüssigkeit gegenüber nicht gesättigt war. In jenem Zustande befinden sich die Protoplaste und die Zellwände, da sie stets mit einer Lösung (Zellsaft) in Berührung stehen anstatt mit reinem Wasser.

Schließlich wird das Protoplasma und endlich auch der Zellsaft in Mitleidenschaft gezogen, so daß dann die Zelle *d* im ganzen wasserärmer geworden ist; dementsprechend hat sie an potentieller Energie gewonnen. Den Wasserverlust wird die Zelle durch Wasseraufnahme aus der Zelle *c* zu decken suchen, und so verteilt sich jener Verlust nachher allmählich gleichmäßig über alle Zellen.

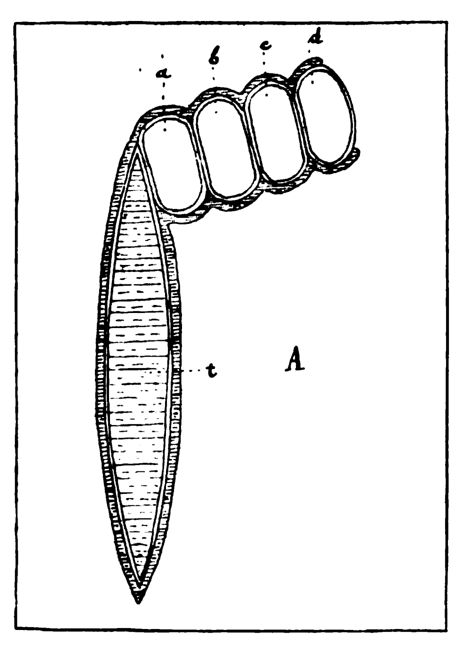


Fig. 1.

Da nun aber die Zelle *a* mit dem Wasserbehälter *t* in Berührung ist, wird sie so lange aus ihm schöpfen, bis alle die Zellen ihren Verlust wieder ausgeglichen haben.

Erst dann wird im System wieder Gleichgewicht eingetreten sein, wie anfangs. Der einzige Unterschied zwischen dem Anfangs- und Endzustand ist der, daß eine geringe Menge des flüssigen Wassers aus dem Behälter *t* als Dampf in die Atmosphäre *A* übergegangen ist.

Da Wasserdampf mehr Energie besitzt als Wasser derselben Temperatur, welche Energiezunahme einem Teile der Verdunstungswärme entspricht, so würde das Energiequantum im Systeme + Atmosphäre um die Verdunstungswärme der transpirierten Wassermenge zugenommen haben. Dieser Zunahme muß jedoch, kraft des Gesetzes der Erhaltung der Energie, eine gleich große Abnahme entsprechen, und, da bei der Verdunstung Wärme gebunden wird, ist die Energieabnahme zu suchen in dem Wärmeverluste, den das System und die Atmosphäre erlitten haben, und der sich somit als Temperaturerniedrigung kund gibt.

Gehen wir jetzt einen Schritt weiter und bringen wir das System der Fig. 1 in die freie Atmosphäre; die Temperatur soll wiederum überall gleich sein, die Atmosphäre jedoch nicht gänzlich mit Wasserdampf gesättigt.

In diesem unendlich großen Luftvolumen mit der ebenfalls fast unendlich großen Wärmemenge wird die Transpiration des Systems keine wahrnehmbare Veränderung in der Feuchtigkeit veranlassen, und, da die Kalorien der Atmosphäre fortwährend bestrebt sein werden, die bei der Verdunstung verbrauchte Wärme zu ersetzen, wird auch, trotz dieser Verdunstung, die Temperatur des Systems unverändert bleiben.

Durch das Gleichbleiben der äußeren Umstände ist somit die unbegrenzte Fortdauer der Verdunstung gesichert[1]). Es stellt sich dann ein Wasserstrom von konstanter Geschwindigkeit ein, welcher aus dem Behälter *t* durch die Zellen *a* bis *d* zur Atmosphäre gerichtet ist, in welche das Wasser als Dampf übertritt.

Ähnliches findet bei der Transpiration der Pflanze statt, so daß man mit Recht annehmen darf, daß das ganze dabei verbrauchte Arbeitsvermögen schließlich aus der Atmosphäre stammt.

2. Die potentielle Energie, welche die Zellen *a* bis *d* durch die Verdunstung erlangt hatten, setzte sie instand, Wassermoleküle aus dem Gefäße *t* zu schöpfen.

Es fragt sich nun, wie groß die Kraft sei, mit welcher das Wasser höchstens angezogen werden könnte. Unser Zweck kann natürlich nur sein, ganz globale Zahlen zu erhalten, da solche hier hinreichend sind. Für die Größe dieser Kraft scheint zuerst die Art des Zellsaftes maßgebend. Jede Lösung übt eine Anziehung auf das Lösungsmittel aus, und so zieht der Zellsaft Wassermoleküle an, mit einer Kraft, welche seiner Zusammensetzung und Konzentration entspricht.

Aus diesen Faktoren ließe sich die Größe dieser Kraft mit Hilfe des Gesetzes von van 't Hoff berechnen, doch sind es zumal die klassischen Untersuchungen von de Vries, durch welche, mittels der plasmolytischen und anderen Methoden, jener Wert experimentell bestimmt werden kann[2]).

De Vries fand z. B., daß die Epidermiszellen der Blattunterseite von *Tradescantia discolor* durchschnittlich isotonisch sind mit etwa 1,5 Aeq. KNO_3; von dieser Zahl wollen wir hier ausgehen.

Da eine Lösung von 1,0 Aeq. KNO_3 durch Wasseraufnahme einen osmotischen Druck ausüben kann, welcher, nach den Versuchen Pfeffer's[3]), zwischen 2,3 und 3,6 Atmosphären schwankt, und

1) Zumal wenn der Wasserbehälter *t* sehr groß gedacht ist.

2) Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft; Jahrb. f. wiss. Bot., 1884, Bd. 14.

3) Osmotische Untersuchungen, 1877.

dieser im Mittel gewöhnlich auf etwa 3 Atmosphären gestellt wird, so kann man sagen, daß die erwähnten Epidermiszellen das Wasser mit einer Kraft, welche einem Druck von 4,5 Atmosphären oder von einer Wassersäule von 45000 mm Länge gleichkommt, anziehen.

Größer kann diese Kraft dort keinesfalls sein.

Um dieses Ergebnis auf unsere Betrachtungen anzuwenden, wollen wir das System, von welchem wir oben ausgingen (S. 310), etwas abändern, und zwar so, daß, der nebenstehenden Fig. 2 entsprechend, die lebende Zelle *a* das Wasser nicht mehr aus einem geschlossenen Behälter, sondern aus einem unten offenen Rohre (Gefäße) aufnimmt, welches in eine Schale mit Wasser taucht[1]). Das Rohr sei auch hier mit einer für Luft und Wasserdampf impermeabelen Schicht überzogen, während die freie Wasseroberfläche in der Schale von einer Ölschicht bedeckt sei. Nach dem oben Gesagten würde die Zelle *a* somit noch imstande sein Wasser aus dem Gefäße *g* aufzunehmen, wenn die Länge des Rohres, *l* in der Figur, fast 45000 mm betrüge, denn wenn eine so lange, ununterbrochene Wassersäule an der Spitze des Gefäßes hinge, würde diese einen Zug von 4,5 Atmosphären ausüben (wenn die Kohäsion es gestattete, siehe später).

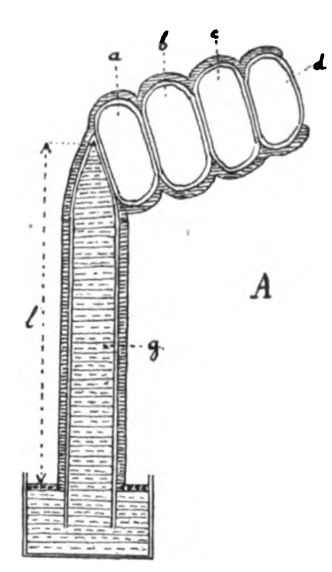


Fig. 2.

Wäre nun das Gefäß *g* in unserem Systeme wirklich so lang, daß die Zellen Gelegenheit hätten, ihre maximale Wirkung auszuüben, dann müßte man doch zuerst untersuchen, ob eine solche Wassersäule unter den vorausgesetzten Umständen bestehen kann. Von der auf 45 m Länge angenommenen Wassersäule werden doch nur etwa 10 m von dem Druck der Atmosphäre getragen, so daß die ganze Säule nur dann bestehen kann, wenn eine andere Kraft (oder Kräfte) den Druck der übrigen 35 m Wasser aufhebt.

1) Ein solches Rohr (Gefäß) entspricht somit den feinen Ring- und Spiralgefäßen, welche in den verdunstenden Organen (Blätter) fast ausschließlich das Transpirationswasser leiten; diese scheinen selbst während kräftiger Verdunstung stets nur Wasser zu führen.

Als eine solche Kraft wurde in den letzten Jahren die Kohäsion des Wassers angeführt: sie sollte nämlich noch viel größer sein, sodaß sie zum Zwecke vollständig hinreichen würde.

Meiner Ansicht nach spielt jedoch die Kohäsion bei diesen Vorgängen keine so große Rolle (wie dies auch schon von anderen Forschern hervorgehoben wurde). Es ließe sich dies in folgender Weise zeigen:

Als Kohäsion einer Substanz bezeichnet man die Kraft, mit welcher ihre Moleküle einander anziehen. Sie ist also eine physikalische Größe, welche abhängt von der Temperatur und dem Druck, unter welchen die Substanz steht.

Wenn man sich nur mit der Kohäsion einer bestimmten Flüssigkeit beschäftigt, darf man den Druck gänzlich unberücksichtigt lassen, weil Flüssigkeiten und zumal Wasser, äußerst wenig komprimierbar sind; auch bei sehr großem Druck verändert sich die Distanz der Moleküle somit nicht, und weil die molekulare Anziehungskraft (Kohäsion) eine Funktion dieser Distanz ist, darf man auch diese praktisch als unabhängig von dem äußeren Druck betrachten.

Bei Wasser brauchte man, bei Betrachtung der Kohäsion, somit nur auf die Temperatur zu achten. Da jedoch auch die Änderungen in der Kohäsion des Wassers, zumal zwischen den engen Temperaturgrenzen, welche beim Leben der Pflanzen in Betracht kommen, sehr gering sind, und es uns außerdem nur um ganz globale Werte zu tun ist, können wir hier auch die Temperatur außer acht lassen und die Kohäsion des Wassers somit als eine Konstante betrachten, für welche wir einen Mittelwert wählen können. Dieser Mittelwert der Kohäsion für die gewöhnliche Temperatur der Umgebung und für eine Atmosphäre Druck läßt sich auf physikalischem Wege messen und sich außerdem z. B. mit Hilfe der van der Waals'schen Theorie angeben.

Osborne fand, daß eine Wassersäule einen Zug von 5 Atmosphären aushalten kann, ohne durch Dampfbildung in der Flüssigkeit unterbrochen zu werden. Bei den Versuchen Worthington's hielt Äthylalkohol einen Zug von etwa 17 Atmosphären in Maximum aus. Im unten (S. 317) zu erwähnenden Versuch Askenasy's wurde das Quecksilber gehoben auf 89 cm, also auf 13 cm über Atmosphärendruck; das ausgekochte Wasser zeigte somit eine Kohäsion, welche etwa gleich $1^1/_6$ Atmosphäre war. Dieser Wert gilt jedoch nur, wenn es sich um ganz reine Flüssigkeiten handelt, aus welchen die Luft durch lang anhaltendes Kochen so viel wie möglich

vertrieben ist. Auch die an der Gefäßwand haftenden Spuren von Luft sollen möglichst entfernt werden. In lufthaltigem Wasser ist die Kohäsion dagegen viel geringer; durch einen einfachen Versuch kann man sich davon überzeugen.

Man nehme ein Barometerrohr, fülle es über eine Länge von etwa 80 cm mit Quecksilber und den übrigen Raum mit gewöhnlichem, also nicht ausgekochtem, Wasser. Man bringe jetzt das offene Ende des Rohres unter Quecksilber, doch so, daß anfänglich das Rohr nur wenig zur Horizontallinie geneigt ist. Dann ist dieses ganz gefüllt und es bleibt so, wenn man das geschlossene Ende mehr und mehr hebt. Bevor jedoch die vertikale Lage erreicht ist, tritt im Wasser Blasenbildung ein, welche anzeigt, daß die Kohäsionskräfte des Wassers überwunden sind. Die Blasen bestehen teils aus Luft, teils aus Wasserdampf.

Die Kohäsion von lufthaltigem Wasser ist also geringer als der Atmosphärendruck, und da das Wasser in den Leitungsbahnen stets lufthaltig ist, können höhere Werte der Kohäsion dort nicht auftreten. Im Maximum dürfen wir also auch die Kohäsionskraft des Wassers in der Pflanze dem Atmosphärendruck gleich stellen.

Sind somit die Zellen zwar imstande, der wasseranziehenden Kraft ihres Zellsaftes zufolge, das Wasser über eine vertikale Entfernung von 45 m zu heben, so kann diese Kraft bis zu solcher Größe in dem Systeme der Fig. 2 doch nicht zur Geltung kommen, weil der so viel geringere Wert der Kohäsion eine längere Wassersäule in *g* als von etwa 10 m doch nicht bestehen lassen würde. Ist die Kohäsion unterbrochen, so sammelt sich die ausgetretene Luft und der sich bildende Wasserdampf oben im Gefäße an, und eine Aufnahme flüssigen Wassers durch die Zellen ist dann ausgeschlossen.

Im erwähnten Systeme könnte somit *l* nicht größer sein als 10 m. Aber auch diese Länge ist noch zu groß, wenn die Wand des Gefäßes die Eigenschaften der Gefäßmembran in der Pflanze besitzt. Diese äußerst dünne Membran ist nämlich bei genügendem Überdruck für Luft permeabel; ob diese als äußerst kleine Blasen die Wand durchsetzt oder, im Imbibitionswasser der Wand gelöst, allmählich bei negativem Druck im Innern sich frei macht, mag dahingestellt bleiben. Es kommt uns darauf an, zu wissen, daß bei einem gewissen Druckunterschied Luft von außen in das Gefäß eintritt. Genaue Zahlen sind für diese Druckdifferenz kaum anzugeben, weil sie von Fall zu Fall wechseln würden; eine Gefäß-

wand wird jedoch wohl kaum einen Überdruck von $^9/_{10}$ Atmosphäre aushalten, ohne Luft passieren zu lassen.

In einem System, wie das in der untenstehenden Figur, ist der Druck an einem bestimmten Punkte in der Wassersäule gleich dem Atmosphärendruck *A* vermindert um die vertikale Distanz dieses Punktes bis zum Wasserniveau in der Schale *d*. In *c* ist der Druck somit $= A - c\,d$, beide z. B. in m Wasser ausgedrückt. Der Überdruck, welcher an jener Stelle von außen auf das Rohr wirkt, ist somit $= A - (A - cd) = c\,d$.

Sei nun in der Figur die Distanz $ad = 10$ m, $bd = 9$ m und $cd = 8$ m, so ist in *a* der Überdruck größer wie der Druck, für welchen die Wand für Luft permeabel ist (wenn wir diesen $= 9$ m setzen wie oben), und es wird an der Stelle somit Luft eintreten; in *c* ist der Überdruck kleiner, und dort wird solches somit nicht stattfinden. Es ist leicht einzusehen, daß nun in jenem Apparat Luft eintreten wird an allen Stellen zwischen *a* und *b* und zwar so lange, bis das Wasserniveau bis zum Punkte *b* gesunken ist; dann ist die Spannung der Luft oberhalb des Wassers $= A - bd = 10 - 9$ m $= 1$ m, und der Überdruck von außen also 9 m. In der Wassersäule sinkt dieser Überdruck von 9 m bis zu 0 m, je mehr man dem Punkte *d* sich nähert. Nirgends ist dann der Überdruck größer als $^9/_{10}$ Atmosphäre, und an keiner Stelle wird somit mehr Luft eintreten können.

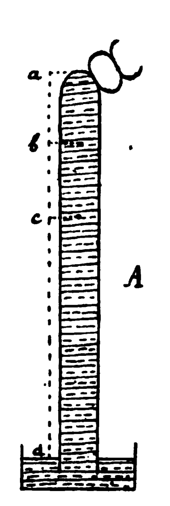


Fig. 3.

Aus diesen Betrachtungen darf man also schließen, daß, wenn im Systeme der Fig. 2 die Gefäßwand aus einer für Luft und Wasser impermeabelen Substanz besteht, die Länge des Gefäßes *l* nicht größer sein kann wie 10 m, daß jedoch, wenn die Wand für Luft permeabel ist, *l* selbt nicht länger sein könnte wie die Länge der Säule (in Meter Wasser ausgedrückt), welche mit dem Druck Gleichgewicht hält, bei welchem Luft eintritt; um eine bestimmte Zahl anzunehmen, könnte man 9 m wählen für jenen Druck, ein Betrag, der unbedingt zu groß ist. Dennoch werden wir, der Einfachheit wegen, diese Permeabilität ganz vernachlässigen, also voraussetzen, daß im Systeme der Fig. 2, trotzdem die Gefäßwand schon bei einem geringeren Überdruck als $^9/_{10}$ Atmosphäre für Luft durchlässig ist, die Zellen einen negativen Druck erzeugen können, welche dem Druck der Atmosphäre, oder etwa 10 m Wasser gleich kommt.

Damit werden dann alle eventuellen Wirkungen jener Durchlässigkeit gänzlich eliminiert.

Wäre nun die Länge von *g* geringer als 10 m, so würde also, unter den oben angenommenen Bedingungen, die verdunstende Zelle imstande sein, das fehlende Wasser aus der Schale herauf zu befördern.

Nach dem oben (S. 308—311) Gesagten ist es wohl kaum zu bezweifeln, daß die dazu erforderliche Energie auch hier gänzlich aus der Atmosphäre stammt.

Wenn der Schluß, daß die lebenden Zellen beim Zustandekommen der sogenannten „Transpirationssaugung" keine oder doch keine prinzipielle Rolle spielen, richtig ist, so muß es möglich sein diese Saugwirkung auch ohne lebende Zellen, also an einem physikalischen Apparate, zu demonstrieren. Solches ist nun nicht nur möglich, sondern auch zu wiederholten Malen gezeigt worden und hatte dann auch den Zweck, einen „Transpirationsstrom", ähnlich dem der Pflanze, darzustellen. Von Magnus (1829), Liebig (1848), Jamin (1860) sind solche Apparate bekannt.

Magnus richtete, nach Askenasy (vgl. unten), seinen Versuch derart ein, daß ein Glasrohr oben mit einer feuchten Blase überbunden wurde; diese wurde dann mit Wasser gefüllt und mit der unteren Öffnung in Quecksilber gestellt. Das Wasser verdunstete an der Oberfläche der Blase und das Quecksiber stieg empor. Liebig scheint eine ähnliche Versuchsanstellung gewählt zu haben.

Jamin nahm einen langen Gipsblock, der unten in Wasser tauchte und seitlich mit Blech umkleidet war; an der oberen, freien Oberfläche verdunstete das Wasser, welches im Gipse emporstieg.

Der Apparat, den Askenasy[1]) beschreibt, stimmt prinzipiell mit dem Jamin'schen überein, weil er aus Gips ist, in welchem das Wasser, das verdunstet, sich in Kapillarräumen vorfindet. In der Pflanze verdunstet dagegen das Wasser aus einer imbibierten Substanz, und in dieser Hinsicht stimmt der Apparat von Magnus somit mehr mit jenem überein.

Hartig[2]) wählte eine Scheibe aus frischem Koniferenholze, welche oben im Glasrohr eingekittet wurde.

---

1) Beiträge zur Erklärnng des Saftsteigens. Verhandl. des Nat.-Med. Vereins zu Heidelberg, 1896, N. F., Bd. V, S. 16.

2) Über den Einfluß der Verdunstung auf Hebung des Pflanzensaftes, Bot. Zeitg. 1863, S. 302.

Bei allen Versuchen wurde das Wasser und, wo das Rohr in Quecksilber tauchte, auch das Quecksiber gehoben. Hartig erzielte eine Steighöhe von 0,6 m, welche einer Wassersäule von 8 m entspricht; der Steigung wurde Einhalt getan durch den Eintritt von Luft in den Apparat; Hartig meinte, sie stamme aus dem Wasser. Überhaupt ist das Auftreten von Gasblasen im Wasser die Ursache des häufigen Mißlingens jener Versuche; nur beim Gebrauche von ausgekochtem Wasser wird eine ansehnliche Steighöhe erreicht, wie z. B. Askenasy eine von 89 cm Quecksilber (= 11,6 m Wasser) erzielte. Die größere Kohäsion des luftfreien Wassers war wohl die Ursache der Erreichung einer so großen Steighöhe.

Die Versuche zeigen jedoch alle das gleiche: daß auch ohne Mitwirkung lebender Zellen das Quecksilber gehoben und somit Arbeit verrichtet wird; daß diese Arbeit schließlich aus dem Wärmevorrat der Atmosphäre stammt und diesenfalls nur stammen kann, braucht jetzt wohl nicht näher bewiesen zu werden.

Wenn man daher in den seit Hales bekannten Versuchen, in welchen ein abgeschnittener Zweig auf ein Steigrohr gebunden ist, das Quecksilber steigen sieht, so darf man auch annehmen, daß die dazu erforderliche Energie aus der Atmosphäre stammt.

Die soeben erwähnten Versuche mit Gipsblöcken und tierischen Blasen lassen es jetzt auch begreiflich erscheinen, daß wasserhaltige tote Zweige, z. B. frisch gekochte, ein ähnliches Resultat liefern wie lebende.

Wenn die Atmosphäre nun in diesen Fällen die gesamte erforderliche Energie liefert, so darf man aus ihnen jedoch noch nicht schließen, daß die lebenden Zellen der transpirierenden Blätter nun gar keine Energie zur Verdunstung liefern. Die Möglichkeit einer solchen Mitwirkung ist nicht von vornherein ausgeschlossen. Man könnte sich eine solche Mitwirkung z. B. vorstellen, wenn man annimmt, daß die aktive Protoplasmaströmung den Wasseraustausch zwischen ihren verschiedenen Teilen beschleunige und dadurch die sonst von dem Wasserstrome zu überwindenden Widerstände verringere. Allerdings würde so doch nur ein geringer Bruchteil der angewandten Energie vom Protoplasma geliefert werden, und hätte seine Mitwirkung höchstens eine theoretische Bedeutung.

Es sind somit wohl aussschließlich die Kalorien der Atmosphäre, welche auch die potentielle Energie liefern, die als „Transpirationssaugung“ bei der Wasserbewegung eine so große Rolle spielt.

Was die Kraft betrifft, welche in dieser Weise ausgeübt wird, so sahen wir, daß sie in den Räumen, in welchen der (passive) Wassertransport stattfindet (im Gefäße *g* also), höchstens einem Drucke von 10 m Wasser gleichkommt, und dies nur dann, wenn man die geringere Kohäsion von lufthaltigem Wasser sowie die Durchlässigkeit feuchter Gefäßwände für Luft außer Betrachtung läßt.

Bei einer Besprechung der Wasserbewegung genügt es jedoch nicht, die Energiequelle und die wirkenden Kräfte zu ermitteln; es soll auch untersucht werden, welchen Effekt diese Kräfte bewirken können.

In unseren Systemen (wie dem von Fig. 2 z. B.) veranlassen die gleichbleibenden Zustände von Temperatur und Feuchtigkeit der Atmosphäre eine bestimmte Verdunstungsgeschwindigkeit an der freien Zelloberfläche. Dieser Vorgang kann jedoch nur dann ununterbrochen fortdauern, wenn das Wasser mit gleicher Geschwindigkeit durch das Gefäß *g* den Zellen zuströmt.

Jede Strömung, und jede Bewegung überhaupt, ist von Widerständen begleitet, welche den nützlichen Effekt der wirkenden Kraft herabsetzen. Bei der Strömung von Wasser durch ein Rohr kommen als Widerstände in Betracht:

1. die Reibung der Wassermoleküle gegen die feste Wand (welche wir w_w nennen wollen), und

2. die Reibung der Wassermoleküle unter sich (welche mit w_v bezeichnet werde).

Wenn nun der Wasserstrom im Systeme eine bestimmte, z. B. die durch die gegebene Verdunstungsintensität verlangte, gleichmäßige Stärke, *s*[1]), besitzt, werden die Kräfte, welche auf irgend einen Teil derselben wirken, sich aufheben müssen. In dem Falle von Fig. 2 (S. 312) wirken auf die Flüssigkeit, an einem Punkte im Niveau der Wasseroberfläche gelegen, folgende Kräfte:

1. Der Druck der Atmosphäre außerhalb, *A*;
2. Das Gewicht der in dem Rohr gehobenen Säule;
3. Die genannten Widerstände w_w und w_v.

Daß sich diese Kräfte aufheben müssen, bei der gleichmäßigen Strömungsgeschwindigkeit *s*, wollen wir kurz ausdrücken durch die Formel:

$$A - l - (w_w + w_v) = 0.$$

1) Die Stromstärke wird gemessen durch die Wassermenge, welche pro Zeiteinheit (1″) die Querschnittseinheit (1 qmm) passiert.

Diese Formel läßt sich jedoch vereinfachen, weil in der Pflanze die Membranen mit Wasser imbibiert sind. In solcher Membran muß man sich alle Substanzmoleküle von einer mehr oder weniger dicken Schicht von Wassermolekülen umgeben denken, und da solches somit auch der Fall ist bei den Substanzmolekulen, welche die innerste Membranschicht bilden, so ist die Innenwand des Gefäßes von einer kontinuierlichen Wasserschicht bekleidet, welche von der Substanz kräftig angezogen wird und dadurch in Ruhe verweilt. Bei der Strömung reiben die sich bewegenden Wassermoleküle dann nicht gegen die Wand, sondern gegen die sie umkleidende Wasserschicht. Demzufolge fallen alle hier wirkenden Widerstände unter das Glied w_v, so daß w_w aus der Formel wegfallen kann; sie wird dadurch: $A - l - w_v = 0$.

Die Größe von w_v einer Flüssigkeit hängt von der Reibungskonstante ab und trägt auch den Namen des Koeffizienten der Viskosität; sie ist für jede Flüssigkeit eine andere und verringert sich bei steigender Temperatur. Für Wasser von 15° C. beträgt sie 0,0115 Centimeter-Gramm-Sekunden-Einheit (CGS).

Praktisch äußert sich die Viskosität z. B. dadurch, daß sie die Strömungsgeschwindigkeit der Flüssigkeit durch eine Röhre beträchtlich herabsetzt, zumal wenn ihr Durchmesser ein geringer ist; bei der Pflanze mit ihren engen Gefäßen muß sie somit ein wichtiger Faktor sein.

Poiseuille, der die Strömung durch Kapillarröhre eingehend untersuchte, hat seine Ergebnisse in der folgenden Formel zusammengefaßt:

$$p = F \frac{Q \times L}{D^4}$$

In dieser bedeutet:

p den angewandten Druck,
Q die pro Zeiteinheit durchströmende Flüssigkeitsmenge,
L die Länge des Kapillarrohrs, und
D dessen Durchmesser.

F ist eine konstante $= \frac{128\,\eta}{\pi}$; um ihren Wert, ausgedrückt in CGS-Einheiten, zu ermitteln, hat man den Koeffizienten der inneren Reibung (η) also mit 41 zu multipliezieren. Für Wasser bei 15° C wäre sie dann 0,47 CGS.

Die Formel sagt somit, daß, obwohl der Durchschnitt des Rohres der zweiten Potenz des Röhrendurchmessers proportional ist, der Widerstand indirekt proportional ist dessen vierter Potenz,

was eine sehr schnelle Steigung des Widerstandes in enger werdenden Röhren veranlaßt. Sie hat jedoch nur Gültigkeit, wenn die Strömungsgeschwindigkeit eine geringe ist; dies trifft bei der Pflanze zu.

Mittels dieser Formel ließe sich also auch für die Pflanze, in jedem einzelnen Falle, wenigstens annähernd[1]), der Druck berechnen, welcher zur Überwindung der Reibungswiderstände bei einer bestimmten Geschwindigkeit erforderlich wäre. Dieser Druck veranlaßt somit keinen nützlichen Effekt und muß darum von der wirkenden Kraft $A - l$ abgezogen werden, und dadurch gelangt man zur obigen Gleichgewichtsbedingung für die konstante Strömungsgeschwindigkeit: $A - l - w_v = 0$.

II. Das System enthält eine Luftblase.

Bis jetzt wurde angenommen, daß die besprochenen Systeme nur Wasser enthielten. Da die wasserleitenden Elemente der Pflanze jedoch häufig außerdem Luft führen, müssen wir unsere Betrachtungen auch auf luftenthaltende Systeme ausdehnen.

1. Das Wasser ist in Ruhe.

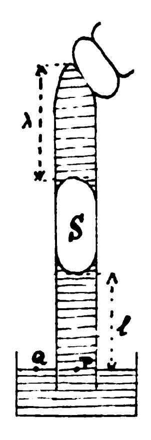


Fig. 4.

α. Wählen wir zuerst wieder den Fall, daß das Gefäß unten offen ist, wie in Fig. 4 also, und daß dieses eine Luftblase enthält; von dieser nehmen wir an, daß sie, z. B. wegen des geringen Durchmessers des Rohres, nicht emporsteigt.

An welcher Stelle die Luftblase sich auch befindet, stets hängt ihre Spannung *(S)* zusammen mit dem Atmosphärendruck *(A)* und mit ihrer Entfernung, in vertikaler Richtung gemessen, von der freien Wasserfläche. Wenn diese Entfernung l genannt wird, so muß: $S = A - l$ sein, wenn alle Glieder der Formel in mm Wasser ausgedrückt sind.

Dann ist somit diese, oder auch: $A - (S + l) = 0$ die Formel, welche den Gleichgewichtszustand im Systeme angibt.

1) „Annähernd", weil die Versuche von Poiseuille sich auf Glasröhren beziehen, während die Pflanzengefäße mit ihren vielen und oft ansehnlichen inneren Vorsprüngen unzweifelhaft größere Widerstände bieten.

Die Wassersäule λ wird, sozusagen, von der Blase getragen, übt daher keinen direkten Einfluß auf den unteren Wasserfaden l aus.

Steht die Luftblase etwas höher oder tiefer, so muß ihre veränderte Spannung S somit immer der Formel $A - (S + l) = 0$ entsprechen; so lange A konstant ist, wird $S + l$ also auch keine Veränderung erleiden.

Wenn die Luftblase im Rohre steigt, so nimmt ihr Volumen ein wenig zu, doch wird dabei ihre Spannung (in mm Wasser ausgedrückt) um ebensoviel mm sinken als die Blase mm gestiegen war, oder auch es wird die Spannung um ebensoviel steigen, als die Blase in vertikaler Richtung sinkt.

Obwohl dadurch eine Änderung in der Druckdifferenz zwischen der Luftblase und der Atmosphäre eintritt, wird sich diese somit nicht durch Strömung des Wassers aus dem Rohr oder in dasselbe Rohr auszugleichen suchen[1]).

Wenn, wie oben gesagt, die Säule λ von der Luftblase getragen wird, und diese an ihrer Stelle bleibt, so geschieht das, weil das Wasser, der großen Reibungswiderstände wegen, verhindert wird, zwischen der Blase und der Gefäßwand hinunter zu steigen; wenn eine Luftblase in einer Flüssigkeitssäule emporsteigt, ist das eben nur die Folge des Hinunterströmens der Flüssigkeit, welche durch die Schwerkraft in Bewegung gesetzt wird.

Die Flüssigkeit wird nun stets hinuntersteigen, wenn zwischen Blase und Wand freibewegliche Moleküle sich vorfinden; wenn sie nicht hinuntersinkt, so fehlen an jener Stelle entweder überhaupt alle Flüssigkeitsmoleküle, oder, wenn sie da sind, so können sie nicht so beweglich sein, wie in der freien Flüssigkeit, weil sonst das Gewicht der über ihr stehenden Wassersäule sie in Bewegung setzen würde.

Im ersteren Falle würde die Wand, an der Stelle der Blase, vollständig trocken sein müssen, doch kommt das in der Pflanze, wo die Wände mit Wasser imbibiert sind, nicht vor (vgl. S. 319); es kann also dort nur der zweite Fall eintreten.

---

1) Wenn die Blase beim Aufsteigen sich ausdehnt, wird im Rohr weniger Raum für Wasser übrig bleiben, und es entströmt diesem dann soviel Flüssigkeit, als jener Volumenvergrößerung entspricht. Die Verringerung der Spannung veranlaßt dann das Ausströmen einer geringen Wassermenge; wenn dagegen die Blase an ihrer ursprünglichen Stelle verblieb, während sich ihre Spannung verminderte, würde solches ein Hineinströmen von Wasser veranlassen. Das Entgegengesetzte findet natürlich statt, wenn die Blase sich im Rohr hinunterbewegt.

Um sich die dabei geltenden Verhältnisse vorzustellen, denke man sich eine nicht zu kurze Luftblase, welche in einem gut gereinigten Glasrohr emporsteigt, so daß die Wand vollkommen befeuchtet ist. An der Grenze der Luftblase weist das Wasser eine sogenannte Oberflächenschicht auf, welche durch die Lagerung der Moleküle Eigenschaften besitzt, welche denjenigen einer vollkommen elastischen Membran ähnlich sind. Die Dicke jener Schicht hängt mit der Größe der Kohäsionskräfte zusammen und ist dem Radius der Molekularwirkungssphäre gleich; für Wasser beträgt dieser etwa 0,056 μ.

Wenn nun die aufsteigende Luftblase durch irgend welche Ursachen an einer Stelle im Rohre stehen bleibt, so wird die Oberflächenschicht, welche stets sich zu verkleinern sucht, bestrebt sein, soweit die Umstände es erlauben, der Luftblase die Form einer Kugel zu geben. Dadurch wird die Blase kürzer, aber dementsprechend breiter werden, wobei dann die seitlich liegenden, beweglichen Wassermoleküle nach oben oder nach unten fortgedrängt werden.

Dabei wird dann die Wandschicht allmählich dünner werden und sich schließlich auf solche Schichten reduzieren, welche von den Wandmolekülen so stark angezogen werden, daß sie, unter den im betreffenden Falle wirkenden Kräften, unbeweglich sind.

Ob, wenn dieser Zustand erreicht ist, die durch Imbibition festgehaltenen Wassermoleküle für sich allein diese Wandbekleidung bilden, oder ob, selbst wenn große Kräfte wirksam sind, außerdem noch eine mehr oder weniger dicke (aber allerdings sehr dünne) Schicht durch Attraktion von der Wand festgehalten wird, mag dahingestellt bleiben, weil das für unsere Betrachtungen unwesentlich ist.

Wenn nachher einseitig ein größerer Druck als zuvor auf das Wasser zu wirken anfängt, während die Blase stehen bleibt, kann es sich erst dann an der Luftblase vorbeibewegen, wenn die Dicke der wandständigen Schicht eine so große geworden ist, daß die innersten Teilchen derselben (welche wegen der größeren Entfernung von der Wand schwächer angezogen werden) durch die wirkenden Kräfte in Bewegung versetzt werden können. Ist dies geschehen, so ist der zuvor so große Widerstand mit einem Male aufgehoben, und dementsprechend wird die Bewegung plötzlich eine viel schnellere als zuvor, d. h. während die innere, bewegliche Schicht sich ausbildete.

Es will mir scheinen, daß die einzige auffallende Eigenschaft der sogenannten „Jamin'schen Kette“, nämlich: „daß Luftblasen in einer Kapillarröhre einen großen Widerstand ausüben können, wenn sie zuvor während längere Zeit in Ruhe verweilten, doch sich kaum mehr einer Verschiebung widersetzen, wenn die Bewegung einmal angefangen hat“, gänzlich auf solche Vorgänge zurückzuführen ist.

Da nun in einer transpirierenden Pflanze das Wasser wohl niemals während längerer Zeit in vollständiger Ruhe ist, so wird die erwähnte Eigentümlichkeit der Jamin'schen Kette dort niemals zur Geltung kommen; dann ist diese Kette somit nur noch als eine Reihe von beweglichen Luftblasen, welche in einer Kapillarröhre verweilen, aufzufassen, und ist ihr Effekt nur die Summe der Effekte aller jener Luftblasen zusammen.

Wenn es dem gesteigerten Überdrucke nicht gelingt die Blase im Rohre zu verschieben, so verändert er doch ihre Form, bis der durch die Vergrößerung der Oberfläche[1]) hervorgerufene, größere Gegendruck mit jenem Überdrucke wieder Gleichgewicht hält.

β. Betrachten wir jetzt den Fall, in welchem das Gefäß unten geschlossen ist, so daß es z. B. die Form einer Holzfaser hat, wie in Fig. 7a (S. 330).

Die Formel $A-(S+l)=0$ wird dann auch hier als die Gleichgewichtsbedingung gelten, doch nur unter der Bedingung, daß jeder einseitige Überdruck, sei dieser auch noch so gering, durch Strömung von Wasser nach innen oder nach außen, auf die Dauer ausgeglichen wird. Der statische Filtrationswiderstand der Membran soll also $= 0$ sein. Weiter unten werden wir auf die Filtrationswiderstände zurückkommen, und es wird sich dann zeigen, daß man Recht hat, diesen Widerstand $= 0$ zu setzen.

Eine Abweichung von dem oben besprochenen Fall des unten offenen Gefäßes tritt hier jedoch insofern auf, als die Luftblase in der Faser nur an einer bestimmten Stelle in Ruhe sein kann, weil die Oberfläche der Blase nur dann ein Minimum erreicht, wenn sie sich an der breitesten Stelle der Faser befindet. Diese Stelle wird sie somit stets aufsuchen und sich, soweit die Reibungswiderstände es gestatten, zu ihr hinbewegen.

Nach wie vor bleibt jedoch die Formel $A-(S+l)=0$ für jede Ruhelage der Blase gültig.

1) Da die Blase zuvor eine minimale Oberfläche hatte, wird jede Formveränderung eine Ausdehnung der Oberfläche bedingen.

2. Das Wasser wird durch die Transpiration mit konstanter, sehr geringer[1]), Geschwindigkeit in Bewegung gehalten.

a. Betrachten wir zuerst wieder den Fall des unten offenen Gefäßes (der Fig. 4, S. 320). Wenn beim Anfang unserer Betrachtung das System in Ruhe ist, muß $A - (S + l) = 0$ sein.

Denkt man sich, daß die Transpiration jetzt anfängt und einen emporgehenden Strom im Gefäße veranlaßt, so wird, wenn die Luftblase an ihrer Stelle verweilt, das Wasser um sie herumströmen müssen[2]). In diesem Falle kann die Kapillarwirkung keine Arbeit liefern für die Bewegung; denn da Form, Spannung und Lagerung der Blase dieselben bleiben, können die Veränderungen, welche im Systeme stattfinden, nur darin bestehen, daß neue Wassermoleküle die Stellen der früheren einnehmen (vgl. S. 307). Also können es hier wieder nur die Kalorien der Atmosphäre sein, welche die Arbeit für die Hebung des Wassers und die Überwindung der Reibungswiderstände liefern.

Wird eine Blase durch das strömende Wasser über eine gewisse Entfernung mit hinaufgeschleppt, so vermindert sich während dessen ihre Spannung, und dies verursacht den Austritt einer sehr geringen Wassermenge aus dem Gefäße, wie oben (S. 321 Anm.) beschrieben wurde, doch hat es keinen weiteren Einfluß auf die sich im Gefäße abspielenden Vorgänge. Stiege sie bis in die Spitze, so würden die Zellen ihren Transpirationsverlust nicht mehr ersetzen können, folglich schlaff werden und schließlich sterben.

Diese Betrachtungen sind jedoch, da sie auf der Richtigkeit der Formel $A - (S + l) = 0$ beruhen, nur dann gültig, wenn die Strömung so äußerst langsam vor sich geht, daß ihre Geschwindigkeit praktisch $= 0$ gestellt werden darf. Ist die Bewegung dagegen eine schnellere, so müssen auch hier die Widerstände, von denen oben (S. 318) die Rede war, und die zuvor vernachlässigt werden konnten, wieder in Betracht gezogen werden. Immerhin wird jene Geschwindigkeit als so klein angenommen, daß die lebendige Kraft der sich bewegenden Flüssigkeitssäule vernachlässigt werden kann.

---

1) „Sehr gering" bedeutet hier, daß die lebende Kraft (kinetische Energie) des strömenden Wassers eine so kleine ist, daß sie unbeachtet bleiben kann.

2) Ob solches wirklich stattfindet, wird unten (S. 325) näher besprochen werden.

Führen wir nun jenen Widerstand ein, welchen wir wieder w_v nennen wollen für den Fall, daß der Strom eine solche Geschwindigkeit, s, erreicht, daß dieser genügt um den Transpirationsverlust völlig zu decken, so lautet die Formel für jene gleichmäßige Strömung:

$$A - (S + l) - w_v = 0\,[1]$$

Hieraus folgt: $w_v = A - (S + l)$.

In der Fig. 4 (S. 320) ist der Druck im Punkte Q $= A$, und der im Punkte P $= (S + l)$. Die Formel sagt somit, daß der Gesamtwiderstand durch den Druckunterschied gemessen wird, welcher besteht zwischen zwei in gleicher Höhe befindlichen Punkten in der Flüssigkeit, von welchen der eine innerhalb, der andere außerhalb des Gefäßes liegt.

Es wurde oben (S. 324) angenommen, daß unter den im Systeme herrschenden Umständen das Wasser sich hinaufbewege zwischen Blase und Gefäßwand hindurch, ohne daß die erstere mit hinaufgeschleppt würde. Untersuchen wir jetzt, wie die Strömung im Pflanzengefäße vor sich gehen und wie die Luftblase sich dabei verhalten würde.

Im Systeme war das Gefäß innen glatt und überall von gleichem Durchmesser; dies ist in den pflanzlichen Gefäßen jedoch niemals der Fall; nicht nur bilden die Hoftüpfel und anderweitige Wandverdickungen, wie Ringe und Spiralen, Vorsprünge im Innern des Gefäßes, sondern die häufig wiederkehrenden, unvollständig gelösten Querwände verursachen lokale Verengerungen. Die Vorsprünge werden bei der Strömung des Wassers längs den Wänden einen erhöhten Reibungswiderstand verursachen, die Verengerungen werden außerdem die Bewegung der Blasen im Gefäße sehr beschränken.

Um dieses näher zu erörtern, wollen wir einen Teil irgend eines Pflanzengefäßes (nur Spiralgefäße vorläufig ausgenommen) betrachten, welches vertikal steht, und in welchem eine Luftblase unten an einen Ringwulst (Verdickungsring eines Ringgefäßes oder ringförmigen Rest einer Querwand) anstößt, wie in umstehender Fig. 5*a*.

Denkt man sich nun, daß ein unter der Blase bestehender Überdruck einen nach oben gerichteten Strom in dem Gefäß hervorruft, so können zwei Fälle eintreten, nämlich 1. die Luftblase wird vom Strome mitgerissen, und 2. die Blase bleibt an ihrer Stelle.

---

1) Im statischen Zustande ist $s = 0$ und folglich auch $w_v = 0$, dann geht die Formel somit über in $A - (S + l) = 0$, von welcher wir früher (S. 320) ausgingen.



Wenn die Blase mitgerissen wird, muß sie sich durch die Verengerung drängen, dabei wird ihre Oberfläche und zugleich ihre Oberflächenspannung vergrößert. Diese Vermehrung der Energie muß von den bewegenden Kräften geliefert werden und so wirkt das Hindurchzwängen der Blase durch die Verengerung als Widerstand, welcher momentan einen größeren Überdruck erfordert.

Es ist sehr fraglich, ob solche Blasenverschiebungen in den Pflanzengefäßen als Regel stattfinden, denn dort handelt es sich nicht um die Verschiebung einer einzelnen Blase, sondern es müßten immer viele derselben zu gleicher Zeit in Bewegung gesetzt werden,

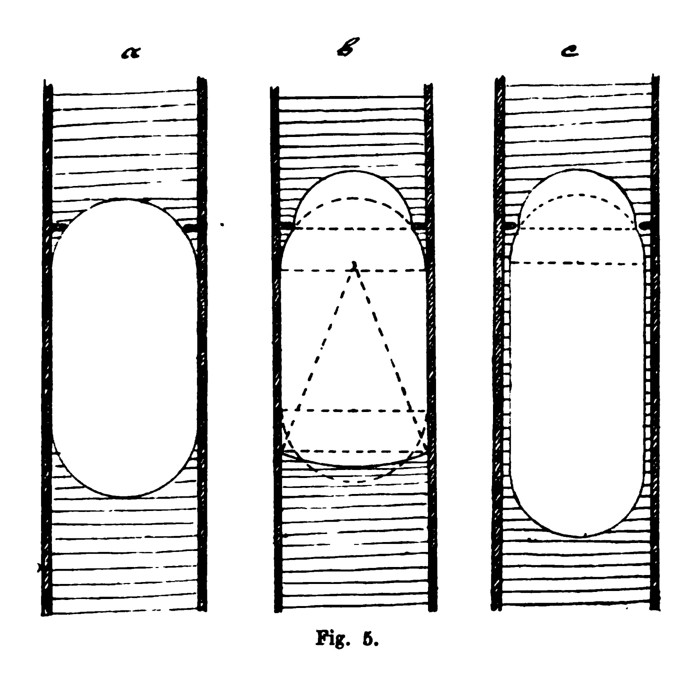


Fig. 5.

wozu dann stellenweise relativ große Druckunterschiede in den Gefäßen erforderlich wären. Solche große Differenzen kommen nun bei der normalen Wasserbewegung wohl nie vor, da diese als ein ziemlich langsamer, in kleinen Zeitabschnitten gleichmäßiger Strom aufgefaßt werden kann.

Als indirekter Beweis, daß im großen Ganzen die Luftblasen in den Gefäßen der Pflanze sich nicht hinauf bewegen, könnte noch gelten, daß, wenn es Regel wäre daß die Blasen mit hinaufgeschleppt würden, sie sich schließlich, auch ihres geringen spezifischen Gewichtes wegen, gerade in den höheren Gefäßen ansammeln,

oder doch wenigstens dort vielfach vorkommen müßten. Da sie sich im Gegenteil in den Gefäßbündeln der Blätter usw. nicht oder nur ausnahmsweise vorfinden, so muß man wohl annehmen, daß die Luftblasen, welche man in den Gefäßen des sekundären Holzes häufig antrifft, in irgend einer Weise verhindert werden emporzusteigen. Dann liegt die Vermutung nahe, daß die Verengerungen in jenen Gefäßen dabei eine Rolle spielen.

(Eine plötzliche Verschiebung von Luftblasen nach oben kann jedoch auftreten, wenn stark verdunstende Sprosse abgeschnitten werden. Durch die dann geringe Spannung der Luft in den Gefäßen wird der plötzlich hinzutretende Luftdruck auf kurze Zeit eine energische Strömung verursachen, welche die Blasen so hoch wie nur möglich hinauftreiben wird. Das Welken der Sprosse unter diesen Umständen, auch wenn sie sofort nachher mit der Schnittfläche in Wasser gestellt werden und, ausnahmsweise, selbst wenn sie unter Wasser abgeschnitten werden, wird durch die Ausfüllung jener Gefäße, welche den transpirierenden Zellen am nächsten liegen, mit Luft, erklärt. Solche Sprosse sind nur zur Turgeszenz zu bringen, wenn mittels der Luftpumpe die Luft aus den Gefäßen herausgesogen und durch Wasser ersetzt wird [1]).

Wenn der zweite Fall eintritt, nämlich daß trotz des unten wirkenden Überdrucks die Blase an ihrer Stelle bleibt, so kann das nur stattfinden, wenn irgend eine Kraft mit dem Überdruck Gleichgewicht hält. Wie dieses stattfindet, wird durch Fig. 5*b* gezeigt: der untere Meniscus wird flacher, der obere dagegen, dadurch daß er durch die Öffnung in der Verengerung hervorgetrieben wird, stärker gewölbt. Es läßt sich leicht einsehen, daß jede der beiden Formveränderungen dem Überdruck unten entgegen wirkt, bis ihre Summe dem ganzen Wert dieses Druckes entspricht.

Die Formveränderung bildet auch den Widerstand, von dem oben (S. 326) die Rede war.

Ist nun ein solcher Gleichgewichtszustand eingetreten, so werden, nach der früher (S. 321) entwickelten Vorstellung, sich keine beweglichen Wassermoleküle zwischen Blase und Wand vorfinden, da alle dort vorhandenen Moleküle durch die Anziehung, welche die Wand auf sie ausübt, nicht oder wenig beweglich sind. Sollte dennoch Wasser hinaufströmen, so müßten sich zuerst leicht bewegliche Wassermoleküle zwischen Blase und Wand drängen, was stattfinden könnte, wenn die Wasserschicht mächtiger wird.

1) Vgl. Janse, Jahrb. f. wiss. Bot., 1887, Bd. 18, S. 4 ff.

Soll dies geschehen, so muß die Blase ein wenig schmäler werden, und dadurch wird sie sich etwas verlängern, weil das Volumen unverändert bleibt; die Fig. 5*c* zeigt die Form, welche die Blase dabei annimmt[1]). Da jedoch die Blase oben an die Verengerung anstößt, so müßte die Verlängerung nach unten hin stattfinden, d. h. in entgegengesetztem Sinne von der Richtung der Kraft, welche die Gestaltsänderung hervorrufen würde. Es ist jedoch deutlich, daß solches nicht stattfinden kann, wenn nicht außerdem noch andere Kräfte im Spiele sind, was hier nicht der Fall ist.

Aus dieser Betrachtung läßt sich schließen, daß die Blase seitlich keinen Raum schaffen wird, daß der von unten wirkende Überdruck keine beweglichen Wassermoleküle zwischen Blase und Wand schieben kann, und daß somit unter diesen Umständen eine Wasserströmung von unten nach oben nicht auftreten wird.

Nimmt man im Gegenteil an, daß der Überdruck im Gefäße oberhalb der Blase herrscht, wie es in hängenden Zweigen der Fall ist, so liegen die Verhältnisse ganz anders. Wenn dann neue Wassermoleküle sich zwischen Blase und Wand drängen, erstere etwas schmäler aber zugleich länger wird, so findet die Verlängerung zwar auch nach unten hin statt, aber dann tritt die Verschiebung gerade in der Richtung der wirkenden Kraft ein, so daß nichts sich dieser Bewegung widersetzen wird. Und, ist die bewegliche Wasserschicht einmal aufgetreten, so fließt längs dieser Bahn das Wasser von oben nach unten, als wäre keine Blase vorhanden; nur macht sie die Bahn so viel enger.

Eine Luftblase, welche unten an eine Verengerung anstößt, verhindert somit den Auftrieb des Wassers, läßt jedoch das Hinunterströmen derselben zu; sie wirkt somit wie ein Ventil, das nur eine Bewegung nach unten zuläßt.

Nur in einem Falle trifft das nicht völlig zu und zwar in dem eines Spiralgefäßes; diese wurden deshalb oben (S. 325) vorläufig ausgeschlossen, doch wollen wir sie jetzt näher betrachten.

Fig. 6 zeigt ein solches Gefäß im Längsschnitt; es ist eine schematisierte Skizze eines Spiralgefäßes von *Zea Mays* bei 500-maliger Vergrößerung.

1) In dieser Zeichnung ist der Durchmesser der Blase gleich 0,9 von dem in 5*a*; die Öffnung der Verengerung beträgt 0,05 der Weite des Gefäßes; ungefähr bei einer solchen Öffnung ist die Oberflächenvergrößerung des oberen Meniscus ein Maximum.

Wenn ein solches Gefäß eine Luftblase einschließt, so wird diese sich, wenn sie in Ruhe ist, zuerst an der Seitenwand der Spirale anlegen, doch zwischen deren Umgängen sich nach außen biegen und dabei die Wand des Gefäßes berühren oder auch nicht, je nach der Dicke der Leisten. Die Oberfläche der Blase wird sich jedoch nicht an jeden Punkt der Wand zwischen zwei Umgängen anlegen, sondern, da ihre Oberfläche stets eine Minimalausdehnung annimmt, wird sie sich an jenen Stellen abrunden, so daß stets zwei etwa dreieckige Räume übrig bleiben; diese werden stets mit vollkommen beweglichen Wassermolekülen ausgefüllt sein.

Wenn nun also auch die Blase den vertikalen Wasserstrom verhindert, indem sie sich der Spirale anlegt, bleiben doch jene dreieckigen Räume übrig, welche in einer Spirale um die ganze Luftblase herumgehen, durch welche das Wasser auf- und abwärts strömen kann, je nachdem unten oder oben der Überdruck herrscht; es nimmt dann somit den Weg von *a* nach *b*, weiter nach *c* usw., oder umgekehrt.

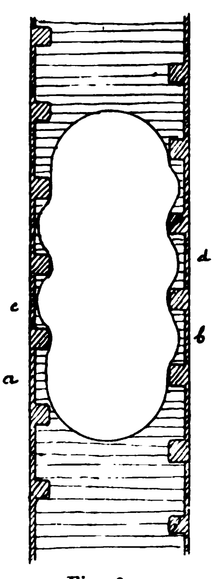


Fig. 6.

Eine Luftblase in einem Spiralgefäße setzt somit die Beweglichkeit des Wassers in beiden Richtungen, auf- sowie abwärts, zwar stark herab, doch ist sie nicht imstande, die Aufwärtsbewegung gänzlich zu verhindern.

Praktisch ist ein solches Verhalten für die Pflanze jedoch deshalb wohl kaum von Wichtigkeit, weil die Spiralgefäße die Endpunkte der Wasserbewegungsbahnen bilden, und dort Luftblasen nur ausnahmsweise vorkommen, wie allgemein angenommen wird.

Aus diesen Betrachtungen würde hervorgehen, daß in der unverwundeten Pflanze bei der Wasserbewegung ein emporsteigender Strom in den Gefäßen auf den Strecken, wo diese neben Wasser auch Luftblasen führen, nicht auftritt.

β. Betrachten wir jetzt den Fall eines unten geschlossenen Behälters (welchem wir, dem Sachverhalt gemäß, wieder die Form einer Tracheide geben), so haben wir im Vergleich mit dem soeben besprochenen Falle auf zwei Umstände Rücksicht zu nehmen, welche den Unterschied zwischen beiden bedingen. Diese sind: die beider-

seits zugespitzte Form des Behälters und die Membran, welche dessen Inhalt vom Wasser in der Schale trennt.

Bevor wir die allgemeinen Bedingungen für den Strom von konstanter Geschwindigkeit aufsuchen, betrachten wir zuerst näher, was überhaupt in der Tracheide vorgeht, wenn die Transpiration der Zellen (*z*, Fig. 7 a) ihr Wasser entzieht, das unten von der Schale aus ersetzt wird.

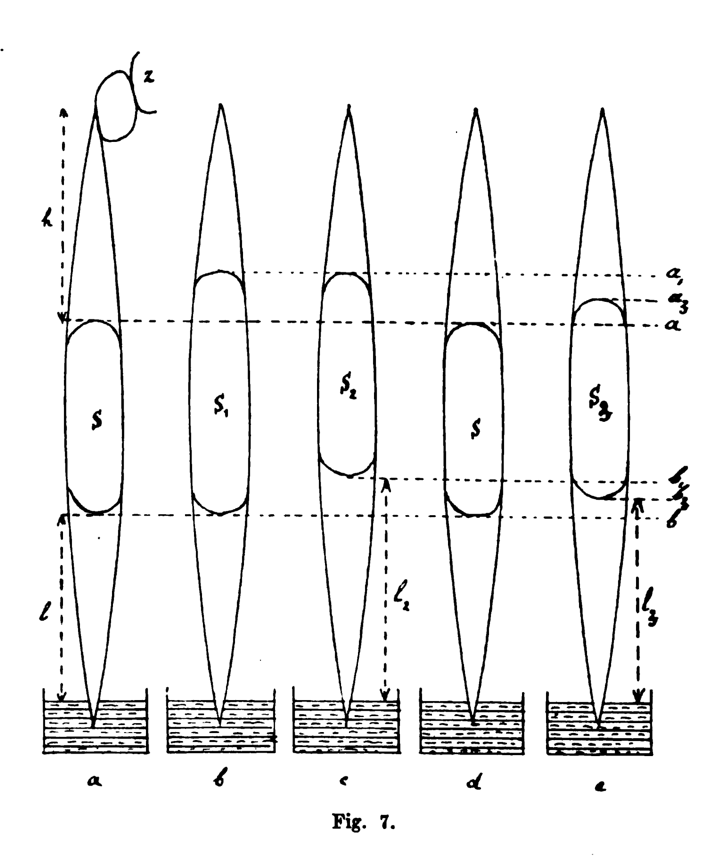


Fig. 7.

Zu diesem Zwecke betrachten wir die Bewegung sehr kleiner Flüssigkeitsmengen für sich und vernachlässigen vorläufig die Reibung. Diese Bewegungen zeitlich voneinander trennend (obwohl sie praktisch zugleich oder fast zugleich vor sich gehen), könnte man den ganzen Verlauf in folgender Weise deutlich machen; die aufeinander folgenden Stadien werden von den Figuren 7 *a*—*e* vorgestellt.

Wenn eine beiderseits zugespitzte Tracheide neben Wasser eine Luftblase enthält, kann diese nicht an jeder Stelle im Gleichgewicht sein, wie in einem zylindrischen Gefäße. Die Energie der Oberflächenschicht der Blase strebt stets einem Minimum zu, und die Oberfläche ist erst dann so klein als möglich, wenn die Blase sich an der weitesten Stelle der Tracheide befindet; nur dort ist sie im Gleichgewicht, daher ist sie stets bestrebt, diese Stelle zu erreichen, wie es Fig. 7*a* angibt. Die Gleichgewichtsformel dieses Ruhezustandes ist dann wieder: $A-(S+l)=0$.

Wenn nun die Zellen anfangen, zum Ersatz der verdunsteten Menge, dem oberen Teile der Tracheide Wasser zu entnehmen, so kann man sich vorstellen, daß zuerst nur der obere Meniscus steigt von a bis a_1, wie in Fig. 7*b* angegeben, wenn auch stark übertrieben. Dadurch nimmt das Volumen der Luftblase zu, und dementsprechend sinkt ihre Spannung S von auf S_1; außerdem nimmt die Oberflächenenergie der Blase, ihrer Oberflächenvergrößerung entsprechend, zu, und auch diese Energiesteigerung geschieht auf Kosten der Quelle, welche die Transpirationsenergie liefert. Das Sinken der Spannung stört das Gleichgewicht; $A-(S_1+l)$ wird $+$, und somit treibt jetzt der außen herrschende Überdruck Wasser in die Tracheide hinein[1]), bis ein neuer Gleichgewichtszustand eingetreten ist. Denken wir uns, daß das eingetretene Wasser zuerst unter der Blase verweilt, so wird der Zustand der Fig. 7*c* eintreten, in welchem die Blase so groß ist, daß ihre Spannung S_2 ihrem Werte in der Formel $A-(S_2+l_2)=0$ entspricht.

In diesem Zustande ist die Blase jedoch nicht vollständig im Gleichgewicht, weil sie sich nicht an der weitesten Stelle befindet und die Oberflächenenergie somit nicht ein Minimum erreicht hat. Diesem Ziele wird sie zustreben und es auch erreichen, wenn nicht zu große Reibungswiderstände sie daran verhindern. Geschieht es aber, so wird die Blase sinken vom Niveau a_1 (Fig. 7*c*) bis a (Fig. 7*d*) und damit ihre ursprüngliche Stellung, Größe und Span-

1) Es ist somit der Überdruck außen, durch Luftverdünnung im Innern entstanden, welcher das Wasser in die Tracheide treibt. Dem Sprachgebrauche nach wäre es der negative Druck in der Tracheide, welcher das Wasser hineinsaugt, und daher spricht man, seit Hales, von der Transpirationssaugung. Die erstere Vorstellungsweise ist in physikalischem Sinne ungezweifelt richtiger und daher besser, aber es liegt, meiner Ansicht nach, dennoch kein zwingender Grund vor, die alte und so deutliche Vorstellungsweise aufzugeben.

nung wieder annehmen[1]). Dieses Sinken der Blase kann nur stattfinden, wenn die Wassersäule bb_1 gehoben wird bis aa_1; die dazu erforderliche Energie entspricht der Verminderung der Oberflächenenergie der sich verkürzenden Luftblase. Da jedoch die vorhergehende Vergrößerung auf Kosten der allgemeinen Quelle der Transpirationsenergie stattfand, d. h. also der Kalorien der umgebenden Atmosphäre, so sind es somit wieder diese, welche die Hebung der erwähnten Wassersäule innerhalb der Tracheide erzielen. Obwohl die kapillaren Wirkungen hier eine wichtige Rolle spielen, liefern diese daher dennoch keine Energie, wie solches z. B. von Böhm und Hartig angenommen wurde.

Aus dieser Betrachtung geht hervor, daß die Zellen dauernd der oberen Hälfte der Tracheide Wasser entziehen können, ohne daß der Anfangszustand sich zu ändern braucht; in Verbindung mit dem oben (S. 324) Gesagten folgt daraus nochmals, daß die Kapillarität dabei nicht als Energiequelle fungieren kann.

Die beschriebenen Vorgänge werden jedoch nur dann in jener Weise in der Tracheide verlaufen, wenn die Transpiration eine äußerst schwache ist, und die Reibung eine sehr geringe. Ist der Strom dagegen stärker, und sind auch dadurch die Widerstände größer, so treten Änderungen im Verhalten der Luftblase auf, ohne daß diese jedoch auf die Art der Energiequelle, welche hier eine Rolle spielt, Einfluß hätten.

Denken wir uns nun, daß ein Transpirationsstrom von einer konstanten Geschwindigkeit, welche wir wieder s nennen wollen, die Tracheide durchsetzt. Der Gesamtwiderstand, den jener Strom erfährt, sei W, dann lautet die Formel für diesen konstanten Strom wieder:

$$A - (S + l) - W = 0.$$

W ist die Summe von der Reibung der sich bewegenden Wassermoleküle unter sich und dem Filtrationswiderstande, den die Wassermoleküle, welche die Tracheidenwand passieren, erleiden, in mm Wasser ausgedrückt, und beide bei der angenommenen Stromstärke s. Nennen wir letzteren Widerstand w_f und den ersteren wieder w_v, so ist $W = w_v + w_f$; somit nimmt die Gleichgewichtsformel die Form: $A - (S + l) - (w_v + w_f) = 0$ an. W_v wird in diesem Fall relativ sehr groß sein, größer als wenn die Tracheide ganz mit Wasser gefüllt wäre, weil jetzt alle Wassermoleküle die äußerst enge Bahn zwischen Luftblase und Wand passieren müssen;

1) Die Bemerkung in der Note auf S. 321 geäußert, gilt selbstverständlich auch hier.

w hängt bei einer Membran von gegebener Dicke und Struktur wohl nur mit der Strömungsgeschwindigkeit zusammen. Bei sehr langsamer Bewegung kann man auch $w_f = 0$ setzen, was aussagen würde, daß die Tracheidenmembranen [1]) nicht imstande sind, dauernd einen einseitigen Überdruck bestehen zu lassen, weil auch der geringste Druck allmählich durch Filtration ausgeglichen wird. Der statische Filtrationswiderstand der Tracheidenwand wäre also $= 0$; Versuche haben solches bewiesen.

Einer Strömung setzen dieselben Wände jedoch einen gewissen Widerstand entgegen. Ihr dynamischer Filtrationswiderstand ist somit nicht $= 0$ (wie man es früher annahm), sondern er hat einen Wert, den man um so weniger außer Betrachtung lassen darf, als er mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit einen schnell steigenden Einfluß ausübt [2]).

Der Gesamtwiderstand hat hier somit einen relativ großen Wert (wiederum größer als in dem oben, S. 325, besprochenen Falle wegen des hinzugekommenen Filtrationswiderstands). Dies hat zur Folge, daß, wenn durch Wasserentziehung oben die Spannung der Luftblase sinkt, der so entstandene Überdruck außen einen viel weniger starken Strom veranlaßt, als im Falle des unten offenen Gefäßes; oder, was dasselbe ist, um einen gleich starken Strom wie vorher zu erzielen, muß ein stärkerer Überdruck in Wirkung treten.

Wenn nun im Fall des Systems der Fig. 7 ein konstanter Strom eingetreten ist, welcher dem Transpirationsstrome gleichkommt, wird die Blase ungefähr eine Lage einnehmen, wie in Fig. 7 *e*, so daß sie ein wenig vom Strome hinaufgeschoben worden ist. Ihre Spannung wird dann nicht mehr der Formel $A - (S_3 + l_3) = 0$ entsprechen (weil dann Gleichgewicht herrschen würde), sondern sie wird einen geringeren Wert haben, welche den wirkenden Überdruck veranlaßt. Da überdies die Blase für sich nicht an jener Stelle in Ruhe sein kann, sondern stets hinunter zu steigen versuchen wird, um ihre Oberfläche zu reduzieren, wird auch sie dazu beitragen, das unten eingetretene Wasser in den oberen Teil der Tracheide zu schaffen. Diese Betrachtungen zeigen, daß eine Luftblase in einer Tracheide den emporsteigenden Strom nicht zu verhindern braucht, wie solches beim Gefäße der Fall war. Ob die Vorgänge sich in der Tracheide abspielen werden, wie oben angegeben,

---

1) Im Holze sind dabei natürlich die Eigenschaften der äußerst dünnen Schließmembran der Hoftüpfel maßgebend.

2) Vgl. Janse, a. a. O., S. 36—48.

wird jedoch von der relativen Größe der wirkenden Kraft den Reibungswiderständen gegenüber abhängen; sind letztere verhältnismäßig groß, so dringt die Luftblase bis nach oben vor, bleibt dort und schließt den Strom ab.

Die von der Blase dabei ausgeübte Kraft muß zuletzt jedoch wieder zurückgeführt werden auf die Energiequelle außerhalb des Systems, welche die Transpiration veranlaßt, so daß sie nur als Vermittlerin dient. Dieses stimmt mit unseren oben entwickelten Betrachtungen, doch läßt sich solches auch noch beweisen, und zwar in ähnlicher Weise wie beim vorigen Falle, S. 324.

Nehmen wir die Fig. 7*e*, so braucht die Blase keine unveränderliche Stellung einzunehmen; es ist im Gegenteil wahrscheinlich, daß sie hin- und herrückt, je nach der Stärke des Stromes. Ist sie also in einem Moment an einer bestimmten Stelle, so wird sie nach kürzerer oder längerer Zeit, sei es nur auf einen Moment, an dieselbe Stelle zurückkehren. Da sich die Blase im zweiten Moment in ganz denselben Umständen befindet wie im ersten Moment, ihre Oberflächenenergie somit auch wieder die gleiche ist, kann diese inzwischen keine Energie zum Zwecke der Wasserströmung abgegeben haben; es muß daher alle hierfür verbrauchten Arbeit wieder von außen stammen. Und wenn zwischen jenen zwei Momenten der Wasserstrom ohne Hilfe von kapillaren Wirkungen vor sich ging, wird er auch weiterhin deren Hilfe entbehren können.

Es können jetzt die maßgebenden Faktoren, welche die von der Formel: $A-(S+l)-W=0$ (vgl. S. 332) vorgestellte Bewegung beeinflussen, auch Änderungen erleiden.

Stellen wir uns zuerst vor, daß sich das Wasser im Systeme der Fig. 4 (S. 320) oder 7 (S. 330) in einem bestimmten Augenblicke mit der verlangten konstanten Geschwindigkeit bewegt, daß dann jedoch die Transpiration geschwächt wird durch das Auftreten von Änderungen in der umgebenden Atmosphäre (z. B. Temperatursenkung oder Steigung der relativen Feuchtigkeit oder beide zugleich, wie es in der Natur abends stattfindet).

Im ersten Moment geht dann die Wasserzufuhr noch unverändert weiter, da jedoch die Abfuhr schwächer geworden ist, wird der Wasservorrat in der Tracheide steigen und damit auch die Spannung der Luftblase, S, zu nehmen, bis S_1 z. B.

Dann trifft die obige Formel nicht mehr zu, denn jetzt ist $A-S_1-l-W<0$, und sie kann nur dann wieder $=0$ werden,

wenn W nun ebensoviel kleiner wird, als S größer wurde (also $S_1 - S$), denn A und l verändern nicht[1]). W kann nur kleiner werden, wenn die Stromstärke, s, sinkt; wenn dies jedoch der Fall ist, und das Wasser dementsprechend mit geringer Geschwindigkeit zufließt, wird sich ein zweiter konstanter Strom ausbilden, der mit der verringerten Transpiration gleichen Schritt hält. Die Formel wird dann sein: $A - S_1 - l - W_1 = 0$.

Stellen wir uns dagegen vor, daß die Transpiration intensiver wird, so wird der Wasserverlust die Zufuhr übersteigen, die Luftblase wird größer und damit der Wert von S kleiner, z. B. zu S_2, werden. Dann kann W (und damit auch s) größer als vorher werden und solange zunehmen, bis $A - S_2 - l - W_2$ wieder $= 0$, d. h. es wird sich eine verstärkte Zufuhr einstellen, bis diese dem vergrößerten Transpirationsverlust gleich wird.

Hieraus ersieht man, daß ein System, welches eine Luftblase enthält, selbstregulatorisch wirkt, da es sich an verschiedene Transpirationsgrößen anpaßt.

Diese Regulierung ist jedoch nicht unbegrenzt, weil S nicht jeden beliebigen Wert erreichen kann; wachsen könnte die Spannung der Luftblase zwar unbegrenzt (d. h. solange die Wand es aushält), sinken kann sie jedoch nur bis auf einen gewissen Punkt, wie aus folgendem ersichtlich ist.

Nennen wir z. B. V das Totalvolumen der Tracheide, v_1 das Volumen der Luftblase im System und v das Volumen dieser Luft bei 760 mm Quecksilberdruck und bei der Temperatur welche im System herrscht, so ist $S = \frac{v}{v_1}$ (in Atmosphären ausgedrückt). Bei der Ausdehnung der Blase bleibt v unverändert, während v_1 steigt; da diese jedoch niemals größer werden kann als V, so ist die minimale Spannung der Blase: $S_m = \frac{v}{V}$; in diesem Zustande würde die Tracheide kein Wasser mehr enthalten und wäre die Versorgung der transpirierenden Zellen mit Wasser unmöglich geworden.

---

1) Wenn S steigt, wird auch l größer werden; diese Zunahme ist jedoch so gering im Vergleich zu der von S, daß sie vernachlässigt werden darf. Es läßt sich leicht beweisen, daß nur, wenn die Länge der Luftblase ihrer Spannung gleich ist (beide in mm Wasser ausgedrückt), eine geringe Vergrößerung der Länge eine gleich große Verringerung der Spannung hervorrufen wird. In der Pflanze ist die minimale Spannung wohl stets höher als $^1/_{10}$ Atm. = 1000 mm Wasserdruck, doch kommen Luftblasen von solcher Länge in der unverwundeten Pflanze wohl niemals vor, sei es auch nur, weil die Tracheiden höchstens 2 mm lang sind. Darum darf die Längenänderung der Luftblase und damit die Veränderung von l außer Betrachtung bleiben.

Ist somit der Luftgehalt zur Selbstregulierung notwendig, so soll die Pflanze doch auch einen zu großen Gehalt der Tracheide an Luft vermeiden, weil sonst ihre Spannung nicht bis auf den unter gewöhnlichen Umständen erforderlichen Druck herabsinken kann, da dann die Tracheiden schon bei mäßiger Transpiration kein Wasser mehr enthalten würden.

Nach den Untersuchungen Hartig's[1]) enthält das Holz 15—40% Luft, von Atmosphärendruck. Zur Übersicht zeigt Fig. 8 zwei Skizzen von Tracheiden von *Torreya nucifera* bei 100maliger Vergrößerung und von verschiedener Form. Die eine, *a*, wird von der Mitte ab stets dünner, während *b* nur an den Enden zugespitzt ist. Die Luftblase hat eine durch Berechnung bestimmte Länge, welche einem Luftgehalt von 30% entsprechen würde. Die Spannung der Luft bei der Transpiration könnte hier nicht unter $^3/_{10}$ Atmosphäre sinken.

b

a

Fig. 8.

Aus der Formel $A-(S+l)-W=0$ folgt, daß $l=(A-S)-W$; in welcher $A-S$ die Kraft darstellt, die das Wasser in Bewegung setzt. Diese letztere Formel sagt somit, daß in einem bestimmten Systeme (bei einer gewissen Transpirationsgröße, *s*) $(A-S)-W$ die Distanz angibt, über welche der Überdruck außen das Wasser mit solcher Geschwindigkeit bringt, wie es die Transpiration verlangt.

Ist diese Distanz (in vertikaler Richtung gemessen, wie es hier stets vorausgesetzt wird) größer als *l*, so muß auch $(A-S)-W$ größer werden, wenn wieder ein konstanter Strom von gleicher Stärke wie vorher auftreten soll. Der Wert von $(A-S)-W$ wird größer werden, wenn *W*, und damit auch *s*, kleiner wird; das heißt also, wenn das Wasser mit geringerer Geschwindigkeit ausströmt. Dann würde jedoch der Transpirationsverlust nicht mehr völlig gedeckt werden, und ein Welken der Zellen würde auf die Dauer eintreten. Ist jedoch die Zufuhr kleiner als der Verbrauch, so verringert sich der Vorrat, die Luftblase wird größer und damit sinkt der Wert von *S*. Wenn *W* kleiner

1) Untersuchungen des forstbotan. Instituts München, II, S. 27.

wird, nimmt demzufolge auch S ab, und der Wert von $A-S-W$ steigt aus zweifacher Ursache, so daß er wieder dem größeren Wert von l entsprechen kann, d. h. also, daß er auch bei dieser größeren Länge der Wassersäule einen Strom von der verlangten Stärke hervorzurufen imstande ist. Ist dagegen in einem anderen Falle l kleiner, als dem Wert in der Formel entspricht, so wird der entgegengesetzte Erfolg eintreten.

Auch hier wird das System durch den Luftgehalt der Tracheide selbstregulatorisch wirken, doch selbstverständlich nur zwischen bestimmten Grenzen, welche in jedem einzelnen Falle von der Größe der wirksamen Faktoren abhängen.

Diese Betrachtungen erleiden kaum einige Änderungen für den Fall, daß die Tracheide, anstatt aus offener Schale, das Wasser aus einem geschlossenen Behälter mit festen Wänden schöpft, der nebenbei Luft enthält, also wie in Fig. 9.

Auch dann gilt für jeden konstanten Strom die ähnliche Formel wie vorher:

$$\alpha-(S+l_\alpha)-W=0,$$

in welcher nun α jeden beliebigen, positiven Wert haben kann.

Wenn das Luftvolumen in dem Behälter unendlich groß angenommen wird, so erleidet der Wert von α während der Bewegung keine Veränderung, und dann befindet sich das System eigentlich unter denselben Umständen wie bei Fig. 7, nur mit dem Unterschied, daß dort A immer $=1$ Atmosphäre war, während hier α jeden Wert darstellen kann.

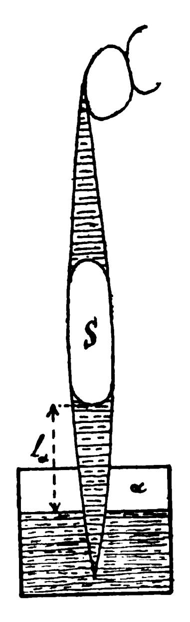


Fig. 9.

Ist dagegen die Luftmenge beschränkt, so wird α eine Änderung erfahren, weil Wasser aus dem Behälter heraustritt und kein Wasser und auch keine Luft dessen Stelle wieder einnimmt. Während der Bewegung muß der Wert von α somit sinken. Ist $\alpha=S+l_\alpha$ geworden, so muß $W=0$ sein, und diese Bedingung ist nur dann erfüllt, wenn die Stromstärke auch $=0$, also wenn das Wasser sich nicht mehr bewegt.

Ist α viel größer als der Atmosphärendruck A, so kann vielfach $S\ (=\alpha-l_\alpha-W)$ auch größer sein als A, obwohl mindestens so viel kleiner als α, als die vertikale Distanz der beiden Wasser-

niveaus ($= l_\alpha$) beträgt. Dann ist der Druck der Luft innerhalb der Tracheide dennoch größer als eine Atmosphäre, ein Fall, der wie bekannt, z. B. bei der Tropfenausscheidung aus Blättern auftritt; daher findet auch diese Erscheinung in gleicher Weise statt, wenn man in einen abgeschnittenen Zweig oder ein Blatt Wasser unter künstlichem Druck hineinpreßt.

III. Das System enthält mehrere Luftblasen.

1. Das Wasser ist in Ruhe.

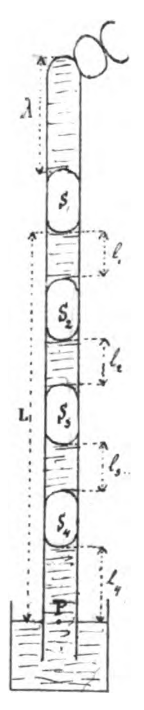


Fig. 10.

α. Das Gefäß sei zuerst wieder unten offen und wir nehmen, wie vorher (S. 320) an, daß die Luftblasen nicht emporsteigen (z. B. weil das Rohr zu eng ist); dem Ruhezustand entspricht dann die nebenstehende Figur 10.

Für die untere Luftblase gilt dann die Gleichgewichtsbedingung: $A-(S_4+l_4)=0$. Da jedoch, aus gleicher Ursache: $S_4-(S_3+l_3)=0$, weiter $S_3-(S_2+l_2)=0$ und $S_2-(S_1+l_1)=0$, so folgt daraus nach Addition dieser Gleichungen, daß: $A-[S_1+(l_4+l_3+l_2+l_1)]=0$, oder, in einfacher Weise geschrieben: $A-(S_1+\Sigma l)=0$.

Hieraus folgt, daß die Spannung der oberen Luftblase durch den Atmosphärendruck und die Gesamtlänge der Wassersäulchen unter ihr bestimmt wird (es läßt sich in ähnlicher Weise zeigen, daß dasselbe auch für die übrigen Blasen gilt); nur die Gesamtlänge gilt somit, nicht die Anzahl der Säulchen, ihre eigene Länge und Spannung usw.

Die totale Entfernung der oberen Blase bis zum Wasserniveau ist jetzt folglich nicht maßgebend, wie im Falle, daß nur eine Luftblase vorhanden ist.

Wenn $S=0$, d. h. wenn oben im Rohr ein luftleerer Raum vorhanden wäre, so müßte $\Sigma l = A = \pm 10$ m sein; und da $L = \Sigma l +$ die Gesamtlänge der Luftblasen, folgt, daß zwar die Atmosphäre das Wasser in einem Rohr bis etwa 10 m hoch hinaufpressen kann, wenn sich oben ein luftleerer Raum befindet (wie auch vorher besprochen wurde), daß sie jedoch eine Wassersäule, welche von Luftblasen unterbrochen ist, um so viel höher als 10 m hinauftreiben kann, als die Gesamtlänge der Luftblasen

beträgt. Wäre letztere z. B. ebenfalls 10 m, so würde das höchste Wassersäulchen bis auf 20 m über das Wasserniveau gelangen (vgl. auch das unter γ gesagte).

β. Wenn jede Blase für sich in einem besonderen Raum, in einer Tracheide also, eingeschlossen ist, so nimmt das System die Form von Fig. 11 an.

Dem Ruhezustand entspricht auch hier wieder die Bedingung: $A - (S_1 + \Sigma l) = 0$, aus dem gleichen Grunde wie oben (S. 338), doch nur, wenn auch hier wieder der statische Filtrationswiderstand der Tracheidenmembran (oder eigentlich der Schließmembran der Hoftüpfel) $= 0$ ist.

Da die Membranen, welche die Wassersäulchen durchsetzen, somit auf den Gleichgewichtszustand keinen Einfluß ausüben, so gelten alle Schlußfolgerungen aus obiger Gleichgewichtsformel für das System von Fig. 11, wie für das von Fig. 10.

Unter anderem gilt auch hier, daß, wenn die Spannung in der oberen Tracheide $= 0$ wäre, die Distanz zwischen dem oberen Niveau und dem in der Schale im Gleichgewichtszustande so viel größer ist, als die Gesamtlänge der Luftblasen beträgt, weil die Wassersäule durch Luftblasen unterbrochen ist.

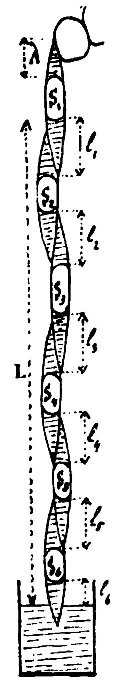


Fig. 11.

γ. Diese Schlußfolgerung darf jedoch nicht auf das Tracheidensystem in der Pflanze angewandt werden, weil sie dort nicht gelten würde. Fig. 12 kann das zeigen. Wenn das System nämlich aus einer mehrfachen Reihe von Tracheiden besteht, so daß man eine ununterbrochene Reihe von beweglichen Wassermolekülen[1]) von der Zelle bis zur Schale (sei es auch, daß diese Reihe die Wände durchsetze) verfolgen kann, ohne auf eine Luftblase zu stoßen, so muß nach dem hydrostatischen Gesetze, und weil der statische Filtrationswiderstand $= 0$ ist, zu jeder Zeit die Spannung der Luftblase der Höhe entsprechen, in welcher sie sich über dem Niveau in der Schale befindet. Wenn dann die Spannung S in der oberen Tracheide $= 0$ wäre, so könnte L dennoch höchstens 10 m lang sein, ob neben dem Wasser Luftblasen vorkommen oder nicht.

1) Die unbewegliche Wandschicht, sowie die die Luftblase bekleidende Oberflächenschicht sind somit auszuschließen.

Das gleiche würde auch von nebeneinander liegenden Gefäßen gelten, wenn die Luftblasen in verschiedener Höhe lägen. Da die Tracheiden jedoch sehr oft in großer Anzahl zusammen vorkommen, was bei den Gefäßen nicht der Fall ist, so ist der Schluß für die ersteren praktisch von viel größerem Wert.

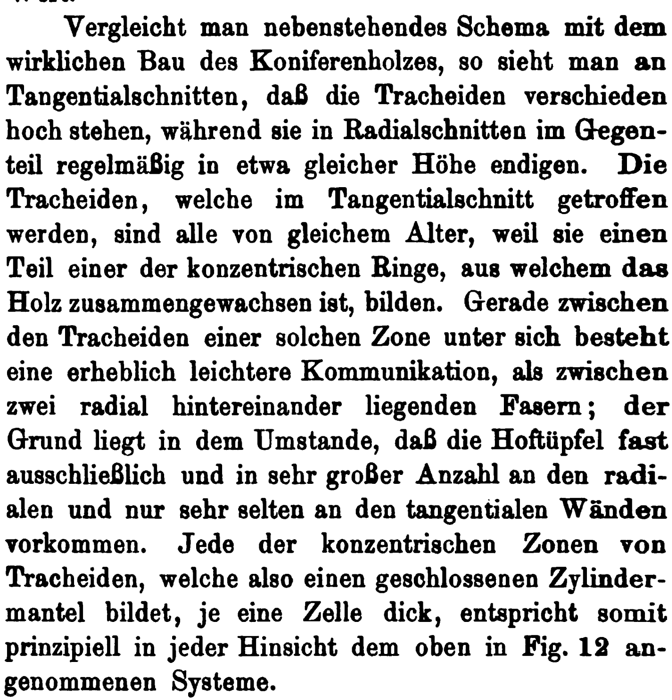


Fig. 12.

Vergleicht man nebenstehendes Schema mit dem wirklichen Bau des Koniferenholzes, so sieht man an Tangentialschnitten, daß die Tracheiden verschieden hoch stehen, während sie in Radialschnitten im Gegenteil regelmäßig in etwa gleicher Höhe endigen. Die Tracheiden, welche im Tangentialschnitt getroffen werden, sind alle von gleichem Alter, weil sie einen Teil einer der konzentrischen Ringe, aus welchem das Holz zusammengewachsen ist, bilden. Gerade zwischen den Tracheiden einer solchen Zone unter sich besteht eine erheblich leichtere Kommunikation, als zwischen zwei radial hintereinander liegenden Fasern; der Grund liegt in dem Umstande, daß die Hoftüpfel fast ausschließlich und in sehr großer Anzahl an den radialen und nur sehr selten an den tangentialen Wänden vorkommen. Jede der konzentrischen Zonen von Tracheiden, welche also einen geschlossenen Zylindermantel bildet, je eine Zelle dick, entspricht somit prinzipiell in jeder Hinsicht dem oben in Fig. 12 angenommenen Systeme.

2. Das Wasser ist in Bewegung.

α. Wenn im System der Fig. 10 die Zellen durch Verdunstung Wasser verlieren, so werden sie den Verlust zu ersetzen versuchen, und es werden dann dieselben Erscheinungen auftreten, als wenn das Gefäß nur eine Luftblase enthielte (vgl. S. 324—330). Das heißt also, daß, wenn die Blasen an Ort und Stelle bleiben, sie als Ventile wirken und den emporsteigenden Wasserstrom verhindern werden.

Daß die Luftblasen mitgeschleppt würden, ist aus den oben (S. 325 ff.) erörterten Gründen nicht anzunehmen, so daß allein übrig bliebe, daß die Transpiration nur dann einen Wasserstrom im luftführendem Gefäße veranlassen könne, wenn dies ein Spiralgefäß wäre (vgl. S. 329).

Nur wenn mehrere lufthaltende Gefäße nebeneinander vorhanden wären und die Luftblasen in verschiedener Höhe ständen, so daß eine ununterbrochene Reihe von beweglichen Wassermolekülen zu finden wäre, wie in Fig. 12 bei den Tracheiden, könnte ein konstanter Wasserstrom von genügender Stärke auftreten. Da man dann auf die Filtrationswiderstände der Gefäßwände Rücksicht nehmen müßte, geht dieser Fall in den nächstfolgenden über.

Eine Reihe durch Luftblasen unterbrochener Wassermoleküle, welche in einem Kapillarrohre vorkommen, wird mit Vorliebe eine „Jamin'sche Kette“ genannt, und hat als solche eine große Rolle in der Geschichte der Erklärungsversuche der Wasserbewegung in der Pflanze gespielt. Meines Erachtens kann sie jedoch, wie oben (S. 323) angeführt, dabei kaum von Einfluß sein, da ihre einzige auffallende Eigenschaft sich nur für kurze Zeit äußert und dann noch erst nach längerer und vollständiger Ruhe des Wassers. Eine weitere Besprechung halte ich daher für unnötig, und werde ich, um möglichen Mißverständnissen vorzubeugen, auch die Bezeichnung „Jamin'sche Kette“ nicht mehr gebrauchen.

β. Wenn der Transpirationsstrom eine Reihe von Tracheiden wie z. B. Fig. 11, S. 339, zu passieren hat, so muß das Wasser durch zahlreiche Wände hindurch, und werden die Filtrationswiderstände somit eine wichtige Rolle spielen.

Über die Vorgänge welche sich bei einem solchen Strome abspielen, läßt sich im allgemeinen folgendes sagen:

Da jede Tracheide sich zur nächstunteren verhält, wie die Tracheide der Fig. 9 (S. 337) zum geschlossenen Gefäße, aus dem sie schöpft, so gilt auch hier für jedes Element des Systemes: $S_n - (S_{n-1} + l_{n-1}) - W_{n-1} = 0$; addiert man alle diese Gleichungen für das ganze System, wie oben S. 338, so erhält man:

$$A - (S + \Sigma l) - \Sigma W = 0$$

als Formel für den gleichmäßigen Strom, welcher die erforderte Geschwindigkeit hat und den Gesamtwiderstand $= \Sigma W$ aufweist.

Das Wasser wird dann stets aus einer Tracheide in die höher angrenzende übergehen, so daß es sich in jedem Elemente zwischen Luftblase und Wand hinaufzubewegen hat (wie in Fig. 7, S. 330).

γ. Liegen mehrere Reihen von Tracheiden nebeneinander, wie in Fig. 12, so gilt zwar auch wieder als Bedingung für eine gleichmäßige Strömung zwischen je zwei angrenzenden Tracheiden die Formel: $S_n - (S_{n-1} + l_{n-1}) - W_{n-1} = 0$; erhält man nach Addierung

aller jener Formeln: $A - (S_1 + \Sigma l) - \Sigma W = 0$, so ist dies nicht dieselbe wie die scheinbar gleiche Formel von S. 341. Die Ursache liegt in der verschiedenen Bedeutung von Σl, denn auch l_1 in Fig. 12 ist etwas anderes wie l_1 in Fig. 10 und 11: in den beiden letzteren gibt l_1 die Distanz an zwischen dem unteren Meniscus der oberen Blase und dem oberen Meniscus der unteren Blase, während sie in Fig. 12 die Niveaudifferenz zwischen den unteren Menisci der beiden Blasen angibt. Die Ursache dieses Unterschieds liegt darin, daß in ersteren Figuren die Wassersäulchen durch die Luftblasen völlig voneinander getrennt, besser gesagt: nur durch nicht frei bewegliche Wasserschichten verbunden sind, während sie in Fig. 12 seitlich miteinander in Verbindung stehen, sei es auch, daß eine Wand dazwischen liegt, in welcher die Moleküle jedoch beweglich sind.

Hieraus folgt, daß, während in Fig. 10 und 11 Σl viel kleiner sein kann als L, in Fig. 12 Σl dagegen $= L$ sein muß, und da Σl im Maximum stets 10 m gleichkommt, so ist somit auch in Fig. 12 die Maximallänge des ganzen Systems (bis auf das kurze Wassersäulchen λ) gleich 10 m. In diesem Systeme, welches der Hauptsache nach wohl ganz den Verhältnissen im Koniferenholze entspricht, übt somit das Vorkommen von Luftblasen keinen Einfluß aus auf die Höhe, bis zu welcher die „Transpirationssaugung" das Wasser hinaufbefördern könnte. Der Weg, welchen der Strom sich auswählt, wird selbstverständlich derjenige sein, welcher ihm den geringsten Widerstand bietet, z. B. die geschlängelte Linie in Fig. 12.

Die obige Formel nimmt somit die Form an:

$$A - (S_1 + L) - \Sigma W = 0,$$

aus welcher folgt, daß: $L = (A - S_1) - \Sigma W$.

$(A - S_1)$ ist darin der Überdruck, welcher den Strom in Bewegung setzt (die „Transpirationssaugung" also).

Letztere Formel sagt somit, daß bei gleichem Überdruck (das heißt, da A ungefähr konstant ist, bei gleichem Werte von S_1) die Länge L um so kleiner sein wird, je größer ΣW ist; und, da in einem gegebenen Systeme (oder Zweig) ein größerer Wert von ΣW einem stärkeren Strome entspricht, so erhellt, daß, je stärker die Transpiration ist, um so kleiner die Entfernung wird, über welche jener Überdruck das Wasser mit genügender Geschwindigkeit zuleiten kann.

Für jede Pflanze (hier Konifere) hat der Wert von L somit folgende Bedeutung: er gibt an, daß nur dann ein Strom von

genügender Intensität in jener Pflanze auftreten kann, wenn an zwei Punkten, welche höchstens über eine Distanz $= L$ in vertikaler Richtung voneinander entfernt sind, ein Druckunterschied von 1 Atmosphäre herrscht.

Die Frage nach dem Werte von L bei verschiedenen Koniferen wurde zuerst von mir, in meiner Inaugural-Dissertation, gestellt und durch Versuche beantwortet. Bei der deutschen Bearbeitung[1]) wurden letztere noch mit einigen vermehrt.

Indem ich für die Einzelheiten auf diese Arbeiten verweise, seien hier nur die erhaltenen Resultate erwähnt. Da die verlangte Geschwindigkeit die der Transpiration ist, und diese je nach den äußeren Umständen sehr wechselt, so müssen auch die gefundenen Werte von L in hohem Maße von der Verdunstungsintensität beeinflußt werden; bereits ganz globale Zahlen können uns jedoch die gewünschte Einsicht in die Vorgänge in der Pflanze verschaffen, so daß auf eine genaue Angabe der Umstände, unter welchen die Verdunstung stattfand, verzichtet werden kann.

Da es unmöglich war, den Wert von S_1 zu ermitteln, wurde dieser bei der Umrechnung der erhaltenen Zahlen $= 0$ gestellt, da dabei $A - S_1 = A$ wird, und der Überdruck sowie das Resultat der Verdunstung ein Maximum werden.

Die erhaltenen Zahlen waren folgende[2]):

	Transpirations-bedingungen:	L
Pinus Strobus	sehr ungünstig	5
„ „	sehr günstig	1,0
Ginkgo bilòba	sehr günstig	0,48
„ „	günstig	0,6
„ „	sehr ungünstig	4,0
Abies Nordmanniana	sehr günstig	0,53

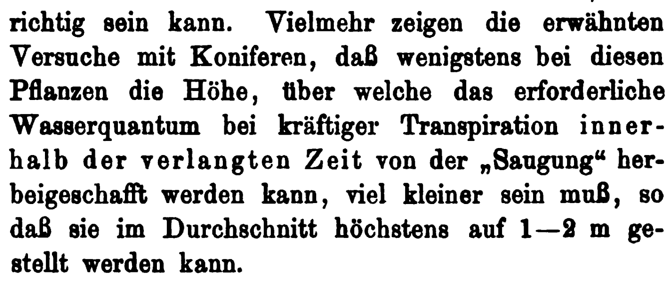
Diese wenigen Zahlen genügen bereits, um zu zeigen daß, der wirkenden Kraft gegenüber, die Widerstände im Holze sehr erheblich genannt werden müssen (während man sie früher stets als sehr unbedeutend schätzte). Bei sehr schwacher Transpiration wird schon die Hälfte der wirkenden Kraft (Druckdifferenz) durch die

1) Jahrb. f. wiss. Bot., 1887, Bd. 18, S. 41 ff.

2) In den erwähnten Versuchen wurden die Zahlen ermittelt, welche aussagen, wie viel Mal größer der angewandte Überdruck sein muß als die Länge des benutzten Holzstückes, damit die Filtrationsgeschwindigkeit der der Transpiration entspreche. Diese Zahlen, auf 10 m dividiert, liefern die hier angegebenen Werte von L.

Widerstände aufgehoben, während bei der stärksten Verdunstung derselben Pflanzen nur etwa ein Zwanzigstel imstande ist, nützliche Arbeit zu verrichten. Nimmt man ferner an, daß die geringste Spannung in der oberen Tracheide wahrscheinlich wohl keinen geringeren Wert als 1/4 Atmosphäre erreicht, so müssen jene Zahlen alle noch um ein Drittel kleiner genommen werden.

Aus alledem erhellt, daß die früher so lange Zeit gehegte Meinung, als genügte die „Transpirationssaugung“ um das Wasser, selbst bei kräftigster Verdunstung, mit genügender Geschwindigkeit empor zu schaffen über eine vertikale Distanz von etwa 10 m, nicht richtig sein kann. Vielmehr zeigen die erwähnten Versuche mit Koniferen, daß wenigstens bei diesen Pflanzen die Höhe, über welche das erforderliche Wasserquantum bei kräftiger Transpiration innerhalb der verlangten Zeit von der „Saugung“ herbeigeschafft werden kann, viel kleiner sein muß, so daß sie im Durchschnitt höchstens auf 1—2 m gestellt werden kann.



δ. Als dritten Fall wählen wir ein System, welches aus einer Kombination von Gefäßen und mehreren Reihen von Tracheiden besteht, wie Fig. 13 eine solche vorstellt.

Nach dem oben (S. 339 und 341) Gesagten werden die Vorgänge in dieser Kombination sich den dort besprochenen anschließen; der Strom wird somit den Weg nehmen, welcher ihm die geringsten Widerstände bietet; die unterbrochene Linie in der Figur gibt einen der Wege an, der eingeschlagen werden könnte, so daß auch hier wieder die kaum beweglichen Moleküle der Wand- und Oberflächenschichten in Ruhe bleiben. Dabei könnte es vorkommen, daß der Strom hier und da durch das Gefäß geht, und daraus erhellt, daß, wenn auch die Luftblasen das Emporsteigen des Wassers in einem Gefäße meistens verhindern, ihr flüssiger Inhalt bei einem solchen Systeme dennoch am Transpirationsstrome teilnehmen kann.

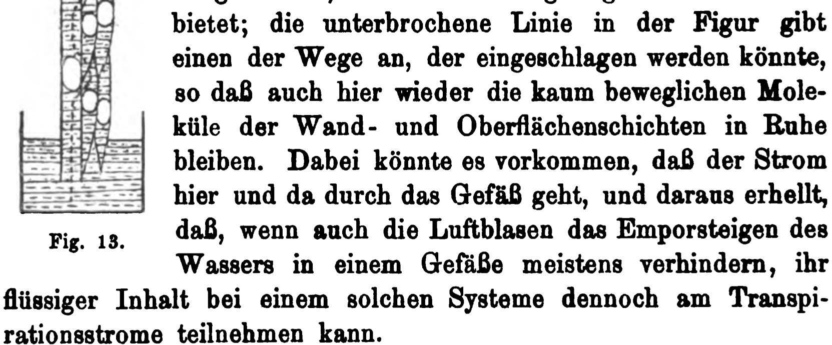


Fig. 13.

ε. Das System der Fig. 13 entspricht jedoch den Verhältnissen im Holze der Dikotylen nicht oder nur ausnahmsweise. In der Regel kommen dort die Tracheiden nicht in direkte Berührung mit den Gefäßen, weil letztere fast immer in einem meist geschlossenen



Zylinder von Holzparenchymzellen eingehüllt sind, während die Tracheiden sich außen an diese Hülle anlehnen. Diese im leitungsfähigen Holze stets lebendigen Elemente gestatten wohl kaum einen so leichten Übergang von Wasser aus dem Gefäße in die Tracheide oder umgekehrt, weil das Protoplasma die Filtration, zumal bei so äußerst geringen Druckdifferenzen, wahrscheinlich verhindern wird.

In diesem Falle wäre somit der Strom gezwungen, seinen Weg ausschließlich durch das Tracheidengewebe zu nehmen, wie z. B. in Fig. 12. Man darf dennoch hieraus nicht schließen, daß dann der Inhalt des Gefäßes für die Transpiration nutzlos wäre, weil es immerhin möglich ist, daß die Protoplasten der Holzparenchymzellen imstande sind, das Wasser aus dem Gefäße in die Tracheiden überzuführen.

Wenn unsere Folgerung richtig ist (S. 328), daß die Luftblasen im Gefäße das Wasser dort sozusagen festlegen, so gibt die allgemein bekannte Tatsache, daß die Luft in den Gefäßen ihre Spannung ändert infolge des Wechsels der Intensität der Verdunstung (z. B. bei Tag und Nacht), die Bestätigung der Annahme, daß auch das Wasser in den Gefäßen bei der Verdunstung verbraucht wird, und somit, daß die Holzparenchymzellen den Übertritt des Wassers aus dem Gefäße in die Tracheiden faktisch zulassen (oder vielleicht dabei sogar behilflich sind, durch Protoplasmaströmung z. B.).

Zugleich muß man dabei jedoch aus demselben Grunde annehmen, daß auch die Zurückführung aus den Tracheiden (bei Überfüllung) in die Gefäße durch jene Zellen vermittelt oder wenigstens von ihnen zugelassen wird.

Da, bei zu schwacher Zufuhr, die Tracheiden allmählich leer werden, sich jedoch wieder füllen bei starker Zufuhr, so wird jedesmal ein derartiger Druckunterschied zwischen der Luftblase im Gefäße und einer gleich hoch stehenden Blase in der Tracheide auftreten, daß dieser Unterschied einen Ausgleich hervorrufen würde, wenn nicht die Holzparenchymzellen die Filtration hemmten.

Wenn nun der Ausgleich dennoch stattfindet, und dies wohl nicht ohne die Mitwirkung jener Zellen geschieht, so müßte man annehmen, daß sie zu jeder Zeit Wasser nach der Seite transportieren (aktiv oder passiv), wo der absolute Druck am kleinsten ist. (Auf die Fähigkeit lebender Zellen, Wasser zu transportieren, kommen wir noch in den folgenden Abschnitten zurück).

Fände der Wasseraustausch in jener Weise statt, so würde der eigentliche Strom somit ausschließlich die Tracheiden (auch bei

den Dikotylen also) passieren und die Gefäße unberührt lassen. Die Teilnahme der letzteren an der Wasserbewegung würde sich dann nur darauf beschränken, daß sie einen Teil ihres Wasservorrates bei zu starker Verdunstung abgeben, dagegen wieder Wasser zugeführt erhalten, wenn die Verdunstung verhältnismäßig zu gering ist. Dadurch würden die Gefäße hauptsächlich die Rolle von Wasserspeichern übernehmen und somit nur in indirekter Weise an dem Verdunstungsstrome teilnehmen.

Eine Hauptfrage ist also: ob der direkte Transpirationsstrom sich bei den Dikotylen, in den Tracheiden allein, in den Gefäßen allein, oder in beiden zugleich bewegt. Unsere Betrachtungen haben für die erstere Annahme entschieden, doch wäre hierfür auch eine experimentelle Prüfung notwendig.

Waren bei den Koniferen Versuche mit abgeschnittenen Zweigen bei der Bestimmung der Widerstände, welche der Transpirationsstrom erleidet, zulässig, weil dieser in solchen Zweigen keinen anderen Weg nehmen kann als in der unverletzten Pflanze, so ist solches bei den Dikotylen nicht der Fall. Da der Strom den Weg wählt, der die geringsten Widerstände bietet, so ist es von vornherein nicht ausgeschlossen, daß im abgeschnittenen Zweige das Wasser sich einen andern Weg aussucht als in der unverletzten Pflanze. Und, da bekanntlich beim Abschneiden eines Zweiges, zumal während kräftiger Verdunstung, die Luftblasen in den Gefäßen stark verschoben werden, und mit Wasser injizierte Zweige länger frisch bleiben als solche, welche Luftblasen in den Gefäßen führen, (wahrscheinlich weil durch die Entfernung jener Blasen die Widerstände beim Emporsteigen des Wassers geringer geworden sind), so ist anzunehmen, daß in abgetrennten und in Wasser gestellten Zweigen der Wasserstrom zu einem größeren Teil die Gefäße beanspruchen wird als in demselben Zweig, als er noch am Baume saß.

Bei Dikotylen sind somit die mit abgeschnittenen Zweigen erhaltenen Versuchsergebnisse nicht ohne weiteres auf die intakte Pflanze anzuwenden; an einer solchen sollte man zuvor den Weg nachweisen, welchen der Transpirationsstrom wählt, doch dazu fehlt uns bis jetzt die Methode.

Wie jedoch die Antwort auf jene Fragen ausfallen möge, so kann man doch schon jetzt zu ermitteln versuchen, welche Werte die Größe L bei den Dikotylen erreicht.

Die Versuche können zwar wie früher für die Koniferen eingerichtet werden, doch, weil man bei den Angiospermen nicht weiß,

welchen Weg der Filtrationsstrom im Zweigstücke nimmt, so bekommt man bereits dadurch keine Werte, welche auf die intakte Pflanze anwendbar sind.

Dennoch können solche Versuchsergebnisse unserm Zwecke dienlich sein, denn da es nach dem oben Gesagten sehr wahrscheinlich ist, daß in den abgeschnittenen Stammstücken das Wasser vorzugsweise durch die Gefäße filtrieren wird, anstatt den viel schwierigeren Weg durch die Tracheiden zu nehmen, so wird die Filtrationsgeschwindigkeit ein Maximum erreichen, so daß die gesuchten Zahlen von L somit auch maximale Werte angeben werden. Wenn ferner selbst diese noch reichlich klein ausfallen, dann hat man um so mehr Recht, auf das Vorkommen großer Widerstände in der Wasserbahn der Angiospermen zu schließen.

Erst wenige derartige Versuche sind bis jetzt noch angestellt worden; nur Ewart hat solche veröffentlicht[1]). Sechs verschiedene Pflanzen wurden benutzt, ihre Transpiration unter äußerst günstigen Umständen gemessen, und daaus berechnet, wieviel Mal ein Stammstück kürzer sein muß als die Länge der Wassersäule, welche die Filtration hervorruft, um einen Strom zu erzielen, welcher gleich stark ist, wie der Verdunstungsstrom in der Pflanze. Wenn man nun diese Zahlen wieder auf den Wert der maximalen „Transpirationssaugung“ (= 10 m) dividiert, so erhält man für die untersuchten Pflanzen *(Rubus Idaeus, Sambucus, Pirus Malus, Pirus communis, Ulmus, Ribes)* folgende Zahlen:

0,3; 1,0; 1,7; 0,7; 0,34; 0,53

(*Taxus*, zu gleicher Zeit von Ewart untersucht, lieferte die Zahl: 0,53).

Vergleicht man diese Zahlen mit derjenigen von S. 343, die sich auf kräftig verdunstende Koniferen beziehen, zw.:

1,0; 0,48; 0.6; 0,53;

so ergibt sich, daß es sich bei beiden Gruppen um Zahlen von derselben Ordnung handelt.

Für den Fall, daß man obige Versuche wiederholen sollte, wäre es besser, für die Stärke des zu erzielenden Filtrationsstromes den Mittelwert der Verdunstung über 24 Stunden zu wählen. Denn bei starker Transpiration vermindert sich der Wasservorrat im Holze, so daß dann nicht die ganze Menge des verdunsteten Wassers aus

1) The ascent of water in trees; Philosoph. Transactions of the Royal Society of London, 1905, Series B, Vol. 198, p. 55.



großer Entfernung herbeiströmt. Die ganze Menge des innerhalb 24 Stunden abgegebenen Wassers muß dagegen gänzlich heraufbefördert werden, da wohl jedesmal nach 24 Stunden im Zweige wieder die gleichen Verhältnisse in bezug auf Luftspannung und Wasservorrat herrschen.

ζ. In letzter Instanz wollen wir noch kurz die Bewegung des Wassers in hängenden Zweigen besprechen. Da die Versuche bewiesen haben, daß die Widerstände im Holzkörper so groß sind, daß nur ein Bruchteil der „Transpirationssaugung" nützliche Arbeit verrichtet, so läßt sich daraus schließen, daß die Richtung der Zweige nur wenig Einfluß auf die Stärke der Strömung ausüben kann.

In hängenden Zweigen befördert das Gewicht des Wassers den Strom, anstatt ihn zu hemmen, so daß die Länge des Zweigstückes, durch das das Wasser bei einem bestimmten Überdruck mit genügender Geschwindigkeit strömen muß, größer sein kann als die oben (S. 343 u. 347) angegebenen, gemessenen Werte von L.

Es lassen sich die Werte von L_1 (so wollen wir die entsprechenden Längen des Zweigstückes in hängenden Asten bezeichnen) aus denen von L berechnen, weil $L_1 = \frac{A\,L}{A-2\,L}$ [1]).

Rechnet man die für Koniferen angegebenen Zahlen (S. 343) in dieser Weise um, so erhält man folgende Werte:

L (in m)	L_1 (in m)
5	∞
4	20
1	1,25
0,6	0,68
0,53	0,6
0,48	0,53

1) Zu dieser Formel gelangt man in folgender Weise: In einem hängenden Zweige wirkt das Gewicht des Wassers befördernd anstatt hemmend; L_1 bekommt daher das entgegengesetzte Zeichen und die Ausgangsformel $A - S - L - \Sigma\,W = 0$ (vgl. S. 342) wird: $A - S_1 + L_1 - \Sigma\,W_1 = 0$. Nimmt man wieder $S = 0$, also den maximalen Druckunterschied, so erhält man $A - L = \Sigma\,W$ und $A + L_1 = \Sigma\,W_1$. Bei gleicher Stromstärke in den beiden Zweigen sind L und $\Sigma\,W$ proportional und ist daher $\frac{\Sigma\,W}{L} =$ konstant und somit auch $\frac{\Sigma\,W}{L} = \frac{\Sigma\,W_1}{L_1}$. Aus beiden Formeln folgt: $\frac{A}{L} - 1 = \frac{\Sigma\,W}{L}$ und $\frac{A}{L_1} + 1 = \frac{\Sigma\,W_1}{L_1}$ und somit ist jetzt: $\frac{A}{L} - 1 = \frac{A}{L_1} + 1$, aus welchem folgt: $L_1 = \frac{A\,L}{A - 2\,L}$.

aus welchen erhellt, daß das Hängen des Zweiges auf die Wasserbewegung nur dann von erheblichem Einfluß ist, wenn die Widerstände, und somit die Stromstärke, sehr gering sind.

Diese Berechnung ist jedoch nur dann zulässig, wenn durch Umkehrung des Zweiges die Art, und daher auch die Größe der Widerstände sich nicht ändern. Bei Koniferen wird solches wohl zutreffen, in den Gefäßen der Angiospermen jedoch treten durch die Lagenänderung der Luftblasen andere Umstände ein. Diese werden zwar auch wieder unten an den Verengerungen anstoßen, da dann aber der Überdruck an der oberen Seite wirkt, wird dieser das Wasser zwischen Blasen und Wand hinunter zur Zweigspitze treiben können (vgl. S. 328). Dann ist somit die Möglichkeit gegeben, daß der direkte Wasserstrom den Weg durch die Gefäße nimmt, daß somit andere, kleinere Widerstände sich der Strömung widersetzen, und dann würden die Werte von L_1 größer ausfallen können als die berechneten.

Die obigen Betrachtungen führten somit zu den folgenden Schlüssen:

1. Der Verdunstungsstrom, d. h. die Strömung des Wassers in der Pflanze, soweit diese nur von der Verdunstung eingeleitet wird, ist als ein ausschließlich isothermischer Vorgang aufzufassen, wobei somit alle Arbeit von der Wärme der Umgebung geliefert wird. Wenn möglicherweise auch die Blattzellen noch mithelfen, so ist diese Hilfe jedenfalls so gering, daß sie eigentlich nur von theoretischem Wert ist.

2. Molekulare Wirkungen, wie Kapillarität, Imbibition, Kohäsion können außerdem überhaupt keine die Wasserbewegung fördernde Arbeit leisten.

3. Der Wasserstrom kann folgende Wege einschlagen:
   a) die Gefäße, wenn sie nur Wasser führen,
   b) Spiralgefäße, auch wenn sie Luft führen, doch kann in diesen der Strom nur sehr schwach sein,
   c) Gefäße, welche Luft führen, doch nur in hängenden Zweigen,
   d) Tracheiden, wenn sie nur Wasser führen,
   e) Tracheiden, welche eine Luftblase enthalten. In diesen könnte das Wasser zwischen Blase und Wand sich hinauf bewegen, wahrscheinlich wird aber für gewöhnlich

dieser Weg umgangen, und filtriert das Wasser seitlich hinauf in die nächst höhere Tracheide,

f) wo Gefäße direkt an Tracheiden grenzen, kann auch das Wasser der ersteren an dem Transpirationsstrome teilnehmen, auch wenn sie Luftblasen enthalten, dann aber nur durch seitliche Filtration des Wassers aus und in die Tracheiden.

4. Wo Gefäße durch Holzparenchymzellen von den Tracheiden getrennt sind, nimmt das Wasser der ersteren an der Strömung nicht in direkter Weise teil, doch hat es die Bedeutung eines Wasservorrats bei zeitlich verstärkter Verdunstung. Es ist möglich, daß jene Zellen dabei eine aktive Rolle spielen.

5. Der Widerstand, welchen der Verdunstungsstrom erleidet, ist ein so erheblicher, daß das Wasser unter der Wirkung der oben erwähnten Bewegungsursache nur über relativ sehr kurze Strecken mit genügender Geschwindigkeit herbeigeführt werden kann[1]).

1) Der zweite Teil dieser Abhandlung erscheint später.

Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen.

Von

S. Simon.

Mit 34 Textfiguren.

Einleitung.

Als Callus bezeichnet man alle parenchymatischen Gewebewucherungen, welche von der Pflanze nach Verletzung an der Wundfläche gebildet werden. Die Fähigkeit, derartige Wucherungen zu produzieren, besitzen fast sämtliche Gewebe der Pflanzen, sofern sie noch im lebenden Zustande von der Verwundung betroffen werden. Das Aussehen und die Befähigung dieser Callusbildungen hängt nun von der Lage und der Beschaffenheit des Zellmaterials ab, welchem sie ihren Ursprung verdanken. Je jünger die betreffenden Zellen sind, je mehr Protoplasma sie enthalten, desto eher sind sie naturgemäß zu Neubildungen befähigt, und demzufolge wird auch von embryonalen Zellen der Höhepunkt der Leistungsfähigkeit bezüglich der Callusbildung erreicht.

Die einfachsten Formen des Callus liegen dann vor, wenn die von der Verwundung betroffenen Zellen sich zu neuem Membranwachstum anschicken und hypertrophieren, ohne jedoch zur Teilungstätigkeit überzugehen. Ihnen schließen sich Callusbildungen an, welche von solchen Zellarten abstammen, denen zwar Wachstums- und Teilungstätigkeit noch in beschränktem Maße innewohnt, die aber die Befähigung bereits verloren haben, weitere Differenzierungsvorgänge zu realisieren. Sie sind jedoch wenig umfangreich und bleiben parenchymatisch und hinfällig. Dagegen treffen wir die kompliziertesten Formen der Callusbildung bei den Geweben, welche die Befähigung zur Wachstums- und Differenzierungstätigkeit noch in ausgedehntem Maße besitzen. Bei dieser Gelegenheit kommen sogar oft Fähigkeiten zum Vorschein, welche bisher infolge

der im Gewebeverbande herrschenden Wechselbeziehungen latent waren, sich also unserer Kenntnis entzogen. Zu diesen letzteren Geweben gehören alle jugendlichen, noch im Wachstum befindlichen Zellkomplexe, dann bestimmte Gewebe, die wohl im ausgewachsenen Zustande sind, aber ihre Teilungsfähigkeit noch bewahrt haben, und endlich die Meristeme, welche periodisch eine in bestimmten Bahnen verlaufende Zuwachstätigkeit der Pflanze vermitteln. Von diesen letzteren ist es in erster Linie das den Dickenzuwachs der perennierenden Gewächse produzierende Cambium, welches besonders bei einer Reihe von Laubhölzern bei Verwundung große Callusmassen hervorbringt, die ihrerseits die weitgehendste Befähigung zur Realisierung der verschiedenen Differenzierungsprozesse besitzen.

Über die Entstehung und Ausbildung dieser Callusgewebe, wie sie uns an den verwundeten Stengeln, Wurzeln und Blättern entgegentreten, existieren bereits eine Reihe ausführlicher Untersuchungen, welche diese Vorgänge in anatomischer Beziehung in der Hauptsache klarstellen. Dies sind in erster Linie die Arbeiten von Trécul, Crüger und Stoll, denen sich noch eine Anzahl kleinerer Untersuchungen anschließen. Eine ausführliche Darstellung der in den genannten Arbeiten gewonnenen Ergebnisse, ergänzt durch eigene Studien, hat jüngst Küster in seiner pathologischen Pflanzenanatomie gegeben und uns so einen Überblick über die verschiedenen Arten und Möglichkeiten der Callusbildung vermittelt.

Die physiologischen Bedingungen dieses Prozesses sind weniger genau erforscht. Eine Reihe mehr gelegentliche Beobachtungen finden sich in den Arbeiten von Vöchting, Kny, N. J. C. Müller u. A., dagegen wurden erst von Tittmann eingehendere Untersuchungen ausgeführt, die sich speziell auf die Ausbildung des Callus an Stecklingen von Holzgewächsen beziehen. In seinem schon zitierten Werk ist Küster neben der Darstellung der anatomischen Verhältnisse der Callusbildung auch auf deren physiologische Bedingungen eingegangen und hat diese unter Zugrundelegung der früheren Untersuchungen, gestützt auf eigene Beobachtungen, erörtert.

Den Hauptanlaß zur Aufnahme der folgenden Untersuchungen boten nun weniger die vielfachen Lücken der vorhergenannten Arbeiten, als unsere mangelhaften Kenntnisse, welche wir über das Zustandekommen der verschiedenen Differenzierungsvorgänge in den im Wachstum befindlichen pflanzlichen Geweben besitzen. Bei den bisherigen Untersuchungen, welche sich auf die Klärung dieser Vor-

gänge bei den höheren Pflanzen beziehen, hatte man mit Geweben resp. Organen experimentiert, welche wohl noch jugendlich und zu weitgehendem Wachstum befähigt waren, aber doch infolge ihrer inneren Organisation zur Einhaltung einer bestimmten Differenzierungsrichtung gezwungen waren. Aus diesem Grunde konnte bei allen diesen Versuchen höchstens eine Unterdrückung dieser, oder eine Verstärkung jener Gewebearten erreicht werden, eine Neubildung von Zellen dagegen, welche an der betreffenden Stelle der Pflanze sonst nicht vorkommen, konnte hierbei nicht veranlaßt werden. Es war daher auch nicht möglich, genau die Bedingungen für die Entwicklung einer bestimmten Zellenart herauszuschälen.

Um diese Differenzierungsprobleme einer erfolgreichen experimentellen Behandlung unterziehen zu können, war es daher notwendig, sich eines Gewebekomplexes zu bedienen, welcher vorläufig noch vollständig undifferenziert war, jedoch seiner Abstammung gemäß die Möglichkeit bot, daß sämtliche in der Pflanze vorhandene, sonst getrennt in ihr zur Erscheinung kommende Fähigkeiten in ihm vereinigt seien. Nur hier war die Aussicht vorhanden, die zur Bildung einer bestimmten Zellart notwendigen Faktoren bestimmter präzisieren zu können. Nun stellt, wie bereits bemerkt, der Callus aus dem Cambium einer Reihe von Holzgewächsen, besonders der *Populus*-Arten, eine allseitsbefähigte Gewebemasse dar. Er vermag einerseits alle im Holzkörper vorkommenden Zellelemente zu bilden, anderseits auch Organe, Sprosse wie Wurzeln, hervorzubringen. Es war daher anzunehmen, daß dieser Callus zum eingehenden Studium aller Differenzierungsvorgänge geeignet sei.

Aus den zitierten früheren Untersuchungen war nun in keiner Weise zu ersehen, ob die Entstehung dieser oder jener Zellelemente im Callus von bestimmten Bedingungen abhängig ist. Man begnügte sich mit der Konstatierung der jeweiligen Tatsache. Eine ähnliche Unkenntnis herrschte auch bezüglich der Organbildung. Wohl wußte man, daß der Callus bestimmter Pflanzen imstande ist, Sprosse und Wurzeln zu bilden, und daß die ersteren in der Regel an dem der apikalen, die letzteren an dem der basalen Schnittfläche der betr. Sproßstücke entstehen. Doch zeigen die bisherigen Untersuchungen, daß diese Fähigkeiten einmal nicht stets realisiert werden, und daß Abweichungen vorkommen, deren Ursachen bisher nicht eruiert wurden. Hier hatten also die folgenden Untersuchungen einzusetzen.

Bevor aber der Einfluß der verschiedenen äußeren Faktoren auf die Differenzierungsvorgänge im Callus untersucht werden konnte, mußte vor allem festgestellt werden, ob denn der Callus dieser Holzgewächse in der Tat eine völlig indifferente Gewebemasse ist, wie dies vielfach angenommen wird (Tittmann 1894, S. 176). Denn schließlich vermag sich keine Neubildung in ungestörter Weise zu entwickeln, ohne daß Wechselbeziehungen sich von den schon differenzierten Zellen aus geltend machen und nun dirigierend in ihre Weiterentwicklung eingreifen. Unter diesen sind gerade jene zu berücksichtigen, welche in Pflanzenorganen die polaren Gegensätze hervorrufen. Es konnte also bereits Ort und Lage der Wundfläche, an der die betreffende Callusbildung entsteht, auf ihre Differenzierung von nennenswertem Einfluß sein. Das Studium dieser Verhältnisse, das der inneren Faktoren, mußte daher demjenigen der äußeren vorangehen. Hierbei stellte sich heraus, daß diese Verhältnisse tatsächlich recht komplizierter Natur sind und eine eingehende Prüfung erforderlich machten.

Aus diesem letzteren Grunde war es nicht möglich, den Untersuchungen über den Einfluß der äußeren Bedingungen vorläufig eine derartige Ausdehnung zu geben, wie dies zuerst beabsichtigt war. Ich muß es mir daher vorbehalten, notwendige Ergänzungen später zu bringen. Absichtlich ist für diese Studien nur der Callus von *Populus nigra* und *canadensis* benutzt worden auf die Gefahr hin, einseitig zu erscheinen, denn einmal bieten die *Populus*-Arten bezüglich der verschiedenen Differenzierungsvorgänge, wie schon erwähnt, die weitgehendsten Möglichkeiten dar, dann aber versprach die Beschäftigung mit nur diesen zwei Objekten desto größere Aussichten für die Erforschung ihrer Organisation. Zur Untersuchung dienten ausschließlich Sproßstecklinge, da mir Wurzeln nicht zur Verfügung standen.

Da der Callus, welcher sich an der Schnittfläche der *Populus*-Stecklinge bildet, nicht nur dem Cambium entstammt, sondern auch aus Abkömmlingen der übrigen lebenden Gewebe besteht, und daher bei späterer Gelegenheit teilweise gemeinsam mit diesen behandelt werden muß, so schien es geboten, auch eine Besprechung der Fähigkeiten dieser vorangehen zu lassen, zumal sie noch nicht ausreichend untersucht worden sind. Diese Studien waren umso leichter einzufügen, da der Cambialcallus in dieser Beziehung ebenfalls eine eingehende Behandlung verlangte; denn die bisherigen Untersuchungen hatten seine Befähigung zu den verschiedenen Differenzierungsprozessen noch nicht in wünschenswerter Weise klargelegt.

Die vorliegende Arbeit zerfällt demnach in drei Teile, von denen der erste die Befähigung der einzelnen Gewebe des Sproßstecklinges von *Populus nigra* und *canadensis* zur Callusbildung behandelt. Im zweiten Teile wird gezeigt, inwiefern der Callus bereits durch den Ort seiner Entstehung am Stecklinge eine bestimmte Differenzierung aufgeprägt erhält. Hier waren in erster Linie die Gegensätze zwischen apikaler und basaler Schnittfläche, also die Polaritätserscheinungen zu beachten; in zweiter Linie mußten sonstige Korrelationen berücksichtigt werden. Der dritte, der Hauptteil dieser Arbeit, beschäftigt sich endlich mit dem Einfluß einer Reihe von äußeren Faktoren (Schwerkraft, Wasserkontakt, Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Licht) auf die verschiedenen Differenzierungsvorgänge im Callus.

Abschnitt I.

Die Differenzierungs-Möglichkeiten in den Callusderivaten der einzelnen Gewebe des Sproßstecklinges von *Populus nigra* und *canadensis*.

An der Callusbildung, welche sich an der Schnittfläche der *Populus*-Stecklinge entwickelt, nehmen nicht nur das Cambium, sondern alle lebenden Gewebe in größerem oder geringerem Maße teil. Es ist daher zu Beginn dieser Untersuchungen notwendig, über die Leistungsfähigkeit dieser einzelnen Gewebe bezüglich ihrer Reproduktionstätigkeit Klarheit zu erlangen. Allerdings liegen hierüber schon eine Reihe von Einzelangaben vor, die neuerdings von Küster gesammelt, ergänzt und im Zusammenhang in seiner pathologischen Pflanzenanatomie zur Darstellung gebracht wurden. Da aber auch in dieser Arbeit, welche gerade dem Callus der *Populus*-Stecklinge besondere Aufmerksamkeit widmet, nicht alle Differenzierungsvorgänge, die sich im Verlaufe der Entwicklung einstellen, berücksichtigt wurden, so war als Eingang zu den folgenden physiologischen Untersuchungen eine nochmalige genaue Schilderung der obwaltenden Verhältnisse geboten. Denn nur dann war eine zutreffende Beurteilung der Wirkungsweise der verschiedenen inneren und äußeren Faktoren auf den Verlauf der Callusbildung zu erhoffen, wenn vorher die potentiellen Befähigung der Neubildung durchaus erkannt war.

Wie schon einleitend bemerkt, wird Callusgewebe von allen lebenden Elementen des Stecklings erzeugt, nur je nach der Differenzierung der betreffenden Zellkomplexe in wechselnder Vollkommenheit. Es nehmen, wie dies z. B. schon früher Crüger und Stoll für eine Reihe holziger Gewächse und neuerdings Küster für *Populus* angibt, in erster Linie das Cambium, dann die Rinde, das Mark und im geringerem Grade das Holzparenchym an diesem Neubildungsprozesse teil.

I. Der Cambialcallus.

Von allen Geweben nimmt in bezug auf die Callusproduktion naturgemäß das Cambium die erste Stelle ein; dies wissen wir bereits durch die früher zitierten Untersuchungen. Schon vom rein theoretischen Standpunkte aus betrachtet ist hier zu erwarten, daß in dem vom Cambium abstammenden Callus die Fähigkeit vorhanden ist, alle diejenigen Zellarten und Organe zu erzeugen, welche normalerweise von diesem Meristem im Laufe der Entwicklung gebildet werden. Das wären einmal die Zellelemente des Holzkörpers, Tracheen, Tracheiden, Holzfasern und Holzparenchym, dann die Bestandteile der Rinde, Siebröhren und Bastfasern und die verschiedenen parenchymatischen Zellen. Endlich werden von dem Cambium bei einer Reihe von Holzgewächsen Wurzeln erzeugt, wogegen Sprosse in der Regel nur bei Verwundungen, also nach vorangegangener Callusbildung auftreten können.

Ähnlich verhält sich auch das Callusgewebe, welches aus dem Cambium hervorgeht, bezüglich seiner Produktionsfähigkeit, denn aus den Angaben der früheren Autoren, insbesondere denen von Küster, geht im allgemeinen hervor, daß alles das, was normalerweise von Cambium an Holzelementen produziert wird, auch im Callus auftreten kann. Die Fähigkeit zur Wurzel- und Sproßbildung kommt dagegen dem Callus einer viel beschränkteren Anzahl von Holzgewächsen zu.

Bezüglich des Vorkommens von Rindenelementen sind die Angaben noch sehr unvollständig, nur Stoll (1874, S. 757 ff.) berichtet über das Vorkommen von Sklerenchymzellen im Callus von *Camellia*, *Hibiscus* und *Passiflora*, während die übrigen Autoren hiervon nichts erwähnen. Dann beobachtete dieser Autor die Bildung eines Korkgewebes an der Peripherie des Callus der genannten Holzgewächse und Küster (1903, S. 165) das Vorkommen eines Hautgewebes am Callus von *Populus*. Außerdem kommen

aber noch andere Zellelemente im Callus vieler Holzarten vor, welche im normalen Holz nicht aufzutreten pflegen. Das sind kurze Tracheiden mit netzförmigen Verdickungen, welche mitten zwischen den parenchymatischen Zellen verstreut liegen und in der Form ihnen ähneln (vgl. Küster 1903, S. 164).

Bei dieser kurzen Aufzählung der bisher im Cambialcallus beobachteten Zellarten blieb vorläufig die Frage noch unerörtert, ob diese Zellformen direkt aus dem Callusgewebe hervorgehen oder indirekt durch die in diesem auftretenden Meristeme erzeugt werden. Genau genommen könnten wir ja den ganzen Callus, soweit er nicht differenziert ist, als Meristem betrachten; denn seine sämtlichen parenchymatischen Zellen befinden sich entweder in Teilungstätigkeit oder können diese doch jederzeit schnell wieder aufnehmen. Aber dennoch ist ein Unterschied zwischen dieser regellosen Teilungs- und Differenzierungstätigkeit und derjenigen eines rhythmisch arbeitenden, bestimmte Produkte erzeugenden Meristems vorhanden, wie solche im Laufe der Zeit am Callus auftreten. Daher ist es erforderlich, eine solche Unterscheidung zu machen, obwohl wir später sehen werden, daß vielfach Übergänge vorhanden sind, die oft eine genaue Entscheidung erschweren. Die Frage nach der Befähigung des Callus wird jedoch nicht im geringsten von der Tatsache berührt, ob die betreffende Zellart direkt oder erst infolge der Tätigkeit eines neugebildeten Meristems entstanden ist. Denn in diesem wie in jenem Falle ist der Beweis für die Leistungsfähigkeit des betreffenden Callus erbracht, welche sich auch im Aufgehen in ein alles produzierendes Meristem dokumentiert.

Ich beginne nun mit der Schilderung der Entwicklung des aus dem Cambium der Sproßstecklinge von *Populus nigra* und *canadensis* hervorgehenden Callusgewebes und der während ihres Verlaufes einsetzenden Differenzierungsvorgänge. Dabei muß vorläufig der Einfluß der Lage der Wundfläche auf diesen Prozeß unerörtert bleiben. Nur die verschiedenen Möglichkeiten in der Ausdifferenzierung des Callus sollen dargelegt werden. Vorausgeschickt muß noch werden, daß die Callusbildung aus dem Cambium allein schwer zu beobachten ist. Während der Zeit des Dickenwachstums sind die in der Entwicklung begriffenen noch nicht differenzierten Schichten des Holzes und der Rinde mit an diesem Neubildungsprozeß beteiligt; ihr Anteil an diesem kann also nicht völlig eliminiert werden. In der Ruheperiode aber, während welcher, wie ich früher ausführte (1904, S. 24), ebenfalls reichlich Callus pro-

duziert wird, nehmen auch die parenchymatischen Rindenschichten an der Callusbildung teil, und ihre Derviate können in späteren Stadien besonders bei starkem Wachstum nicht von denen des Cambiums getrennt werden. Wo also im folgenden vom Cambialcallus die Rede sein wird, ist auch stets der Callus wenigstens der innersten Rindenschichten mit einbegriffen.

Beobachten wir nun unter Berücksichtigung des Gesagten die Entstehung des Callus, so bemerken wir, wie dies z. B. von Crüger, Stoll, Küster usw. eingehend geschildert wurde, zuerst die Bildung kleiner oder größerer, rein parenchymatischer Zellkomplexe über der Schnittfläche oberhalb des Cambiums. Die ersten durch die Verwundung hervorgerufenen Teilungen erfolgen im Cambium parallel zur Wundfläche, also senkrecht zu derjenigen Richtung, in welcher früher die Zellteilung erfolgte. Gleichzeitig setzen aber die Cambiumzellen in der Nähe der Wundfläche den früher eingehaltenen Teilungsmodus in verstärktem Maße fort und ihre Produkte teilen sich anfangs ebenfalls wieder parallel zur Wundfläche[1]). So erhalten wir zu Beginn der Callusentwicklung über der Schnittfläche ein Gewebe, welches aus parallelen Reihen von Zellen besteht. Dieses Stadium ist jedoch nur von kurzer Dauer, da die Weiterentwicklung äußerst schnell erfolgt. Schon sobald der Callus makroskopisch sichtbar wird, das ist bei guter Entwicklung in der Vegetationszeit nach 3 Tagen, wird diese Reihenordnung schnell verwischt. Denn nicht nur die Cambiumzellen besorgen den Nachschub, sondern jede Calluszelle an sich ist unbegrenzt teilungsfähig, und die in ihnen auftretenden Wände sind nach allen denkbaren Richtungen orientiert, wenn auch senkrechte und parallel zur Wundfläche gerichtete Teilungen in der ersten Zeit vorwiegen. Dazu kommt, daß diese Teilungstätigkeit in den äußeren Schichten vielfach größer und regelloser ist, und die Zellen dort auch schneller an Umfang zunehmen. Auf diese Weise entsteht ein fächerartig vom Cambium ausstrahlendes Gebilde, welches sich allmählich über die Wundfläche ausbreitet.

1) Wie weit übrigens dieses abnorme Dickenwachstum des Cambiums von der Wundfläche aus nach innen fortschreitet, ist verschieden. Die Länge des so entstehenden Lohdenkeiles beträgt bei den *Populus*-Arten während des eigentlichen Dickenwachstums einige cm, ist dagegen kleiner während der Ruheperiode. Jedenfalls macht sich auch zu dieser Zeit die Reaktion auf den von der Wunde ausgehenden Reiz noch in einer Entfernung von 10 mm bemerkbar (Simon 1904, S. 28). Als Index für die Ausdehnung der Wundtätigkeit während des eigentlichen Dickenwachstums ist stets die Verteilung der abnorm gestalteten Holzelemente anzusehen, deren Ausdifferenzierung ja bald erfolgt (vgl. de Vries 1876).

a) Tracheiden.

Hat nun dieser rein parenchymatische Callus eine gewisse Größe erlangt, so treten in ihm die ersten Differenzierungsvorgänge auf. Einige wenige Zellen bilden sich nämlich direkt zu Tracheiden um, indem sich ihre Wandungen netzförmig verdicken. Diese Tracheiden können einzeln im Callus verstreut oder zu kleinen Gruppen vereinigt sein, ihre Gesamtmasse steht wenigstens vorläufig nicht in irgend welchem Zusammenhang, wie man sich auf Serienschnitten überzeugen kann.

Eine derartige isoliert im Callus liegende Tracheidengruppe veranschaulicht die Fig. 1. Die Differenzierung dieser Zellen ist erst vor kurzer Zeit erfolgt, was man aus der Tatsache entnehmen kann, daß die ihnen lückenlos an liegenden annähernd gleich großen parenchymatischen Zellen meist noch keine neuen Teilungen ausgeführt haben.

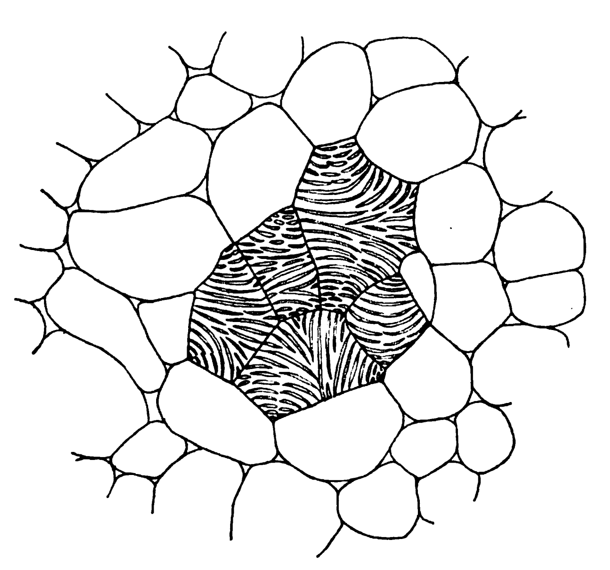


Fig. 1. Tracheidengruppe inmitten parenchymatischer Calluszellen (*Pop. nigra*). 266 mal vergr.

In der Folge kann allerdings eine Vereinigung solcher Gruppen zustande kommen, indem sich weitere Calluszellen zwischen ihnen zu Tracheiden umbilden und so eine gewisse Kontinuität herstellen. Später schließen sich dann weitere Wachstumsvorgänge an, welche zur Vergrößerung dieser Gruppen führen. Sie werden wir später kennen lernen.

b) Sklerenchymatische Zellen.

Außer den genannten Tracheiden treten im Callus unter bestimmten Bestimmungen schon früh isolierte oder in Gruppen vereinigte sklerenchymatische Zellen auf, welche in der gleicher Weise

wie die ersteren auf direktem Wege aus den Calluszellen hervorgehen und daher vielfach ähnliche Gestalt wie diese aufweisen. Sie unterscheiden sich von ihnen in jugendlichem Zustand, wenn ihre Wände noch schwach verdickt sind, durch die sehr engen, runden oder ovalen Tüpfel. Ihr Vorkommen, welches im Callus der *Populus*-Arten bisher scheinbar übersehen ist, beschränkt sich nicht auf bestimmte Schichten. Vielmehr sind diese Zellen durch den ganzen Callus verteilt, wenn auch die äußeren Schichten häufig bevorzugt sind. Die Stärke ihrer Wandverdickungen ist außerordentlich variabel; sie ist von ihrem Alter sowohl, wie besonders von den äußeren Verhältnissen in hohem Grade abhängig. Wir finden sklerenchymatische Zellen, deren Wände nur mäßig verdickt sind, und die in ihrem Aussehen dem Holzparenchym nahe kommen; dann wieder solche mit starken Wandverdickungen, welche als typische Sklereiden zu bezeichnen sind.

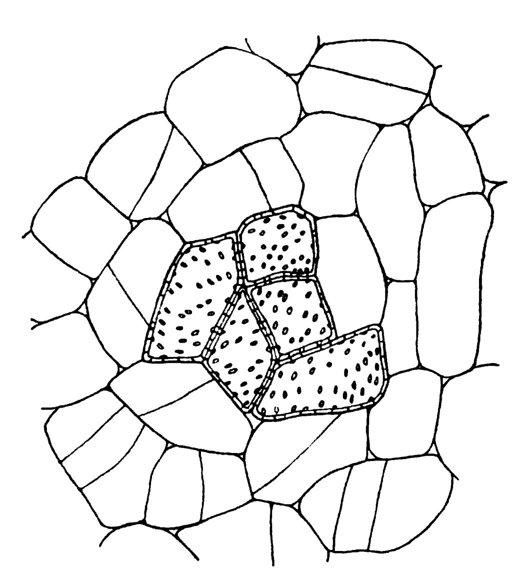


Fig. 2. Gruppe von dünnwandigen Sklerenchymzellen aus einem 16 Tage alten bei ca. 80% Luftfeuchtigkeit kultivierten Callus von *Pop. nigra*. 346 mal vergr.

Eine kleine Gruppe jugendlicher Sklerenchymzellen, deren Wände erst schwach verdickt sind, zeigt Fig. 2. Auf den ersten Blick ist diese Zellgruppe trotz der schwachen Wandverdickungen von einer Tracheidengruppe leicht zu unterscheiden. Dagegen ähneln diese Zellen, wenn man von der unregelmäßigen Form absieht, außerordentlich dem mit kleinen Tüpfeln versehenen Holzparenchym, wie es im Stamm und in geringerer Menge im Wundholz vorkommt.

Das zweite Extrem der sklerenchymatischen Zellen, die typischen Sklereïden, treten nur in dem unter bestimmten Bedingungen erwachsenen Callus auf (vgl. Abschn. 3, III, b); sie besitzen ein verschwindend enges Zellumen und ähneln vollkommen den Bastfasern der primären Rinde von *Populus*. Unter ihnen kommen alle mög-

lichen Formen vor, sowohl kurze, abgerundete, wie abgeflachte, typisch faserförmige Zellen, wie dies aus der untenstehenden Fig. 3 zu ersehen ist, welche nach mazeriertem Material angefertigt wurde. Da dieses einem relativ jugendlichen Callus entnommen ist, so weisen die Sklereïden noch nicht das höchste Maß der Verdickung auf.

Obwohl in der Hauptsache die Entstehung eines solchen Komplexes sklerenchymatischer Zellen gleichzeitig vor sich geht, findet besonders bei den größeren, im Innern des Callus gelegenen Gruppen auch ein Zuwachs vom Rande aus statt, indem sich weitere Calluszellen zu Sklerenchymzellen umbilden, ohne daß sich an der Zuwachsseite ein eigentliches Meristem bildet. Man bemerkt dann bei solchen Gruppen, daß die Zellen der einen Seite oder des Zentrums schon stark vesdickt sind, während sich am Rande weniger stark verdickte Zellen anschließen.

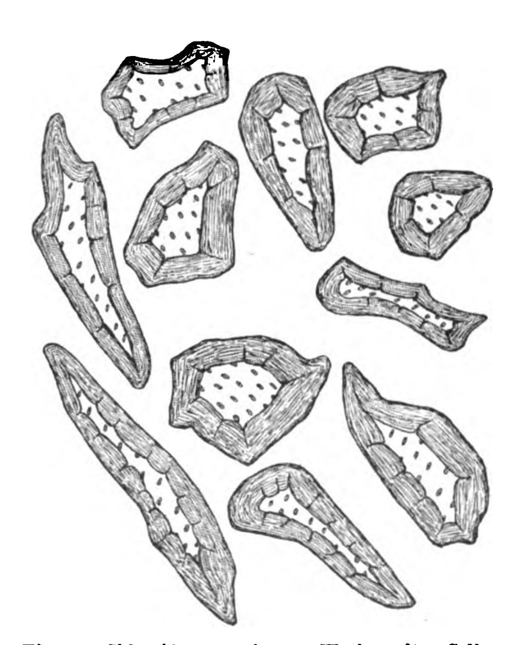


Fig. 3. Sklereiden aus einem 4 Wochen alten Callus, welcher bei 69—70% Luftfeuchtigk. kultiviert wurde, durch Mazeration gewonn. *(Pop. nigra)*. 346 mal vergr.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, ist die Form und Verdickung dieser sklerenchymatischen Zellen sehr mannigfaltig; wir finden alle Übergänge von der typischen Holzparenchymzelle bis zur typischen Bastfaser (Sklereide) vor. Aus diesem Grunde könnte man vielleicht vorschlagen, die eine Art Zellen Holzparenchym, die andere Sklereiden zu nennen. Es wäre in diesem Falle aber schwer, die Grenze zwischen beiden zu ziehen. und es ist daher richtiger, alle diese Zellen im Gegensatz zu den Tracheiden resp. Tracheen als Sklerenchym zu bezeichnen. Denn trotz ihrer Variabilität stellen sie im Callus eine Gewebebildung für sich dar, welche einen einheitlichen Charakter besitzt. Mögen sie nun in kleinen oder großen Gruppen auftreten, sie sind nie vermischt mit anderen Zellarten und sind daher von diesen stets zu unterscheiden, vor allem auch durch die typische Art ihrer Wandverdickung.

c) Das Hautgewebe.

Ein dritter direkter Differenzierungsvorgang, welcher im Callus auftreten kann, besteht, wie schon Küster (1903, S. 165) angibt, in der Bildung eines Hautgewebes. Dieses die Oberfläche des Callus bedeckende, mit verkorkten Membranen versehene Hautgewebe kann ein sehr verschiedenartiges Aussehen besitzen. Einmal sind seine Zellen kaum von den Calluszellen verschieden, nur etwas vergrößert und nach außen abgerundet. Auch die Zellwände sind nur wenig verdickt und ihre abweichende Beschaffenheit ist lediglich in der entsprechenden Reaktion gegenüber Chlorzinkjod usw. zu erkennen. Ein derartiges aus einer Zellschicht bestehendes Hautgewebe mit nur wenig verstärkten Membranen zeigt die untenstehende Fig. 4. Sie bietet das typische Bild einer zartwandigen

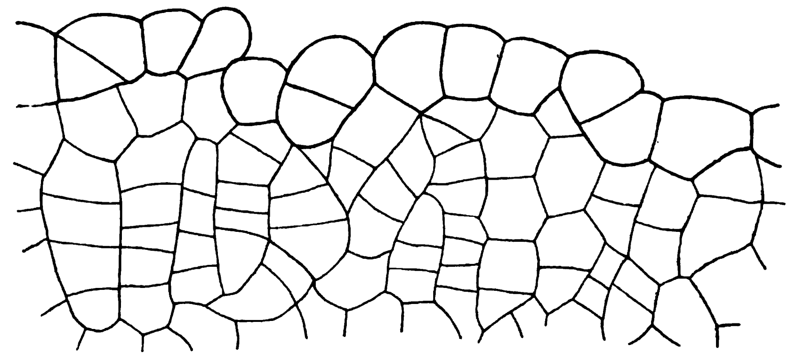


Fig. 4. Hautgewebe auf einem senktrecht zur Oberfläche gerichteten Schnitt durch einen bei 90% Luftfeuchtigkeit kultivierten 30 Tage alten Callus *(Pop. nigra)*. 226 mal vergr.

Epidermis, nur mit dem Unterschiede, daß die einzelnen Zellen etwas gegeneinander verschoben sind. Im übrigen bleibt aber bei diesem Aussehen die Allgemeinbefähigung der Oberflächenzellen noch vollkommen erhalten, wie wir dies später sehen werden. Dies ist aber nicht mehr der Fall, sobald die an der Oberfläche des Callus befindlichen Zellen hypertrophieren und blasige oder schlauchförmige Gestalt annehmen; dann verschwindet mit der Zeit schließlich der Inhalt der Zellen, und diese kollabieren. Zum Schlusse bildet sich dann eine typische Korkschicht an der Oberfläche des Callus, dessen oberste Zellen absterben und von innen her durch neue Zellen ersetzt werden (s. S. 269).

Unter welchen Bedingungen die einzelnen Formen dieses Hautgewebes zustande kommen, werden wir später sehen.

d) Sproßanlagen.

Unabhängig von den zuletzt genannten Vorgängen treten in den äußersten Schichten des Callus die ersten Anlagen von Organen auf, nämlich die Sproßvegetationspunkte. Ihre Entwicklung ist für den Callus der Holzgewächse im einzelnen bisher nicht erforscht, bietet aber wohl kaum etwas Neues gegenüber derjenigen der exogen entstehenden Sprosse im Callus der Blattstiele von *Achimenes*, welche von Hansen beschrieben wurden, sowie der in den Epidermiszellen der Blattrippen von *Begonia* (Regel 1876, Hansen 1881). Im letzteren Falle liegen die Verhältnisse besonders klar, da infolge der Differenzierung der Mutterzellen (Epidermiszellen) die Einzelvorgänge von Beginn an zu verfolgen und auf die Ausgangszelle zurückzuführen sind.

Da es nicht im Rahmen dieser Arbeit lag, die Bildung der Vegetationspunkte im Callus entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen, so beschränke ich mich auf die Mitteilung einiger Beobachtungen, welche ich ohne Anwendung der feineren Technik machen konnte. Die jüngsten Anlagen, welche zu erkennen waren, bestanden bereits aus einigen Mutterzellen, welche sich ihrerseits schon wieder in eine Anzahl Tochterzellen geteilt hatten. Diese hoben sich durch starke Plasmaanhäufung und hierdurch bedingte Undurchsichtigkeit von den großen relativ inhaltsarmen Calluszellen ab. Ob diese Mutterzellen direkt aus einer einzigen Calluszelle hervorgegangen waren oder ob mehrere Zellen gleichzeitig zur Anlage wurden, ist nicht festgestellt und, wie ich glaube, auch belanglos. — Das Gleiche gibt Hansen (1881, S. 32) für die Entwicklung der Sproßanlagen im Callus von *Achimenes grandis* an; auch diese gehen aus peripheren Gruppen hervor, welche sich durch Plasmaanhäufung von den übrigen Zellen abheben.

Einen Medianschnitt durch eine derartige jugendliche Anlage, welche direkt an der Calluspheripherie gelegen ist, zeigt Fig. 5; deutlich heben sich die drei durch den Schnitt getroffenen Mutterzellen infolge der vielen in ihnen stattgehabten Teilungen von den übrigen Calluszellen ab. Auffallend ist hier die geringe Größe der Tochterzellen. Vermutlich gehen die Teilungen der Mutterzellen sehr schnell vor sich, denn die sie umgebenden, ihnen an Größe gleichenden und sich sonst ebenfalls kräftig teilenden Calluszellen weisen oft keine oder nur vereinzelte Teilungen auf, wenn die ersteren bereits einen ganzen Komplex von Tochterzellen in sich einschließen.

Übrigens bilden sich die Sproßanlagen nicht immer direkt an der Peripherie des Callus, sondern auch in den tiefer gelegenen Schichten desselben. Dies ist unter anderem der Fall, wenn die Oberflächenzellen aus irgend einem Grunde hypertrophieren und so ihren meristematischen Charakter verlieren (S. 262). Dann findet man die jungen Sproßanlagen an der oberen Grenze des normalen Callusgewebes oft in nächster Nähe von Meristemen, so daß es schwer ist, zu entscheiden, ob sie nicht aus diesen letzteren hervorgegangen sind. Jedenfalls sind allerhand Übergänge von der exogenen zur endogenen Entstehung zu beobachten. Mit dieser zuletzt genannten Art der Entstehung ist jedoch nicht diejenige von solchen exogenen Sproßanlagen zu verwechseln, welche sich nur infolge irgendwelcher Korrelationen nicht weiter entwickeln konnten und später vom Callus umwachsen wurden. Findet man bei der Untersuchung dann derartige Anlagen im Innern des Callus vor, so erhält man fälschlich den Eindruck, daß sie endogener Herkunft seien.

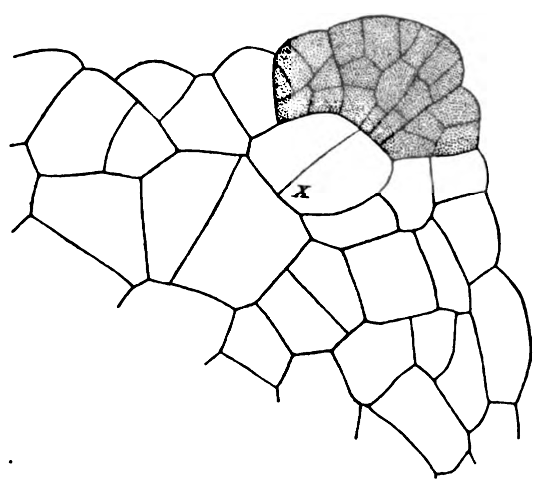


Fig. 5. Medianschnitt durch eine jugendliche Sproßanlage (punktiert) an der Peripherie des Callus. Die Teilung der großen Zelle *X* deutet auf die beginn. Procambiumbildg. hin. *(Pop. nigra).* 360 mal vergr.

Mit der Weiterentwicklung dieser Sproßanlagen treten dann sehr schnell Leitungsbahnen im Callus auf, welche den Anschluß der Anlagen an den Holzteil des Stecklings bewerkstelligen. Über die Bildungsart derartiger Gefäßanschlüsse für die jungen Sproßanlagen ist bisher wenig bekannt; Hansen (1881, S. 32) erwähnt nur gelegentlich seiner Schilderung der Sproßentstehung im Callus der Blattstiele von *Achimenes grandis*, daß im Callus procambiale Stränge auftreten, welche Gefäßbündel liefern, die eine Verbindung der Anlagen mit den im Callus zerstreut liegenden Gefäßgruppen vermitteln. Auch Beinling (1883, S. 45) beschreibt im Callus

von *Peperomia*-Blattstielen nur die Entstehung procambialer Stränge ohne weitere Angabe über ihren Verlauf. Dagegen berichtet Beijerink (1886) schon genauer, daß die Gefäßbündelverbindungen der jungen in der Wurzelrinde von *Ailanthus* (S. 64) und *Aristolochia* (S. 108) entstandenen Knospen mit der Holzoberfläche der Mutterwurzel erst nachträglich in zentripetaler Richtung erfolgen; er zeigte also, daß diese nicht gleichmäßig auf der ganzen Verbindungsstrecke angelegt werden, sondern an der Knospe beginnen, und von da in das Innere bis zum Holzteil vordringen.

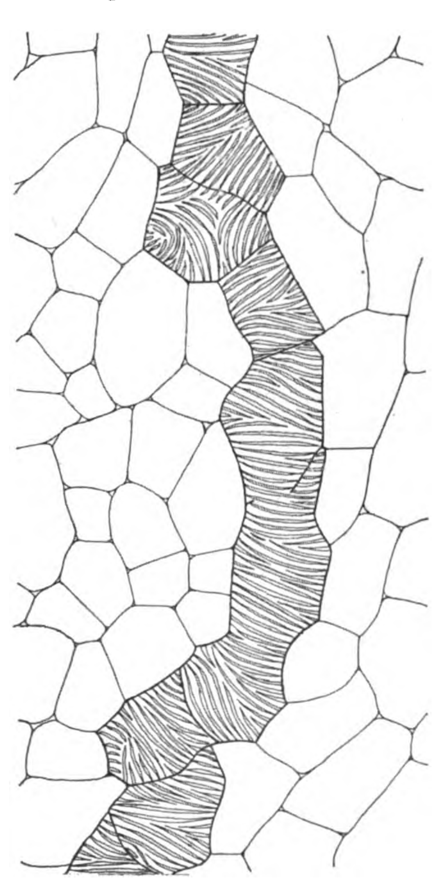


Fig. 6. Tracheidenstrang unterhalb eines jungen Sprosses im Callus *(Pop. nigra)*. 312 mal vergr.

Ähnliche Beobachtungen über die Entstehung der Anschlußbahnen konnte ich für die Sproßanlagen im Callus machen. Die ersten Anzeichen für die beginnende Ausdifferenzierung dieser, welche schon bei wenig größeren Anlagen bemerkbar werden, wie sie die abgebildete Fig. 5 darstellt, bestehen in mehreren parallelen Teilungen einer großen direkt unterhalb der Anlage liegenden Calluszelle. In unserer Figur deutet die Teilung der großen Zelle *X* bereits auf den Beginn dieses Vorganges hin. Diese Teilungen können sich dann noch auf eine zweite oder dritte in ihrer Richtung liegende Zelle fortsetzen, hören dann aber plötzlich auf. Dafür bilden sich weitere in dieser Richtung nach dem Innern des Callus zu liegende Zellen direkt in Tracheiden um. Es entsteht auf diese Weise ein Strang, der sich sehr schnell weiter ins Innere vorschiebt, bis er auf die vom Cambium neu gebildeten Gefäße oder auf einen im Callus gebildeten,

mit dem Cambium zusammenhängenden Holzteil stößt. Gelegentlich werden die Querwände zwischen einigen derartigen in Umwandlung begriffenen Calluszellen ganz oder teilweise resorbiert und es entstehen auf diese Weise primitive Gefäße. Die vorstehende Abbildung 6 veranschaulicht ein Teilstück einer derartigen direkt aus dem Callus hervorgegangenen Leitungsbahn. Es besteht zur Hauptsache aus Tracheiden; nur zwischen zwei Zellen ist die Querwand ganz, zwischen zwei andern zur Hälfte resorbiert.

Die junge in der Entstehung begriffene Anlage übt also auf die in der Verlängerung ihrer Längsachse liegenden Calluszellen einen Reiz aus, der diese veranlaßt, Leitungsbahnen auszubilden. Die Reaktion der Calluszellen auf diesen Reiz äußert sich zunächst in einer Teilungstätigkeit, die zur Anlage eines kurzen Procambiums führt. Mit dem schnellen Größerwerden der Anlage aber erreicht der Reiz bald eine solche Höhe, daß die in der Calluszelle vorhandene Fähigkeit, sich direkt zur Tracheide resp. Trachee umzuwandeln, realisiert wird. Es entstehen dann Leitungsbahnen, welche zum größten Teil aus Tracheiden oder nach Resorption der Querwände aus kurzen Tracheen bestehen. Im weiteren Verlaufe konstituiert sich in Anlehnung an diese Leitungsbahnen als Fortsetzung des an der Anlage befindlichen Procambiums ein neues Meristem, das nun seinerseits ein normales Gefäßbündel für die jetzt auswachsenden Sprosse erzeugt. Dies bezüglich der Gefäßanschlüsse Gesagte mag vorläufig genügen, umso mehr, da eingehendere Untersuchungen hierüber in kurzem folgen sollen.

e) Meristeme.

Unabhängig von diesen zuletzt genannten Meristemen, welche den Zuwachs für die Anschlußbahnen der jungen Sprosse vermitteln, treten aber weitere Meristeme im Callus auf, welche für seine Differenzierung von wesentlicher Bedeutung sind. Ihr Erscheinen leitet die zweite Hauptphase der Callusbildung überhaupt ein, nämlich diejenige der Wundholzbildung. Zeitlich läßt sie sich von der ersten Phase, der eigentlichen Callusbildung, welche alle jene Differenzierungsvorgänge in sich einschließt, die ohne Vermittlung eines besonderen Meristemes erfolgen, nicht trennen. Sie pflegt allerdings etwas später wie die erste Phase zu beginnen, schiebt sich sonst aber vollkommen zwischen diese ein, so daß unter geeigneten Bedingungen beide Phasen fast parallel zueinander verlaufen können.

Von den Meristemen, welche die Wundholzbildung vermitteln, ist dasjenige das wichtigste, welches direkt im Anschluß an das Cambium entsteht und im eigentlichen Sinne als eine Verlängerung dieses anzusprechen ist. Dies Meristem tritt bald nach Beginn der Callusbildung auf, schiebt sich mit der Weiterentwicklung des jugendlichen Callus langsam in diesen hinein und wölbt sich später in der Regel rückwärts über die Schnittfläche des Holzes. Gleichzeitig beginnt es einen neuen Holzteil zu bilden, der sich infolge der genannten Orientierung des Meristems über die alte Wundfläche legt. Dies ist die einfachste Art der Meristembildung, welche auch dann an Wunden auftritt, wenn man von einer eigentlichen Callusbildung kaum reden darf; daher ist sie schon gelegentlich der Schilderung der eigentlichen Wundholzbildung von einer ganzen Reihe Autoren, unter ihnen besonders von Stoll (1874), de Vries (1876), Sorauer (1886), Mäule (1896) u. A. beschrieben worden.

Dies geschilderte Meristem besitzt alle die Fähigkeiten, welche dem Cambium des Stammes zukommen, und scheidet wie dieses regelmäßig nach der Innenseite einen Holzteil mit Markstrahlen, nach der Außenseite aber Rindenelemente ab. Außerdem vermag aber dieses Meristem bei den *Populus*-Arten auch Wurzeln zu erzeugen und zwar in ganz derselben Weise, wie dies von dem Cambium der Stecklinge unter entsprechenden Bedingungen ausgeführt wird. Die Wurzeln erscheinen also im Callus endogen, sie können nur aus den Zellen des in den Callus verlängerten Stammcambiums gebildet werden. Ihre Entstehung ist also prinzipiell verschieden von derjenigen der Sproße, welche hierin an weniger enge Grenzen gebunden sind. Zwar entstehen diese in der Regel exogen aus den peripherischen Zellen, können aber auch aus den tiefergelegenen Schichten des Callus hervorgehen. Allerdings scheinen sie niemals direkt endogen zu sein, d. h. aus den Zellen des Cambiums resp. des seine Verlängerung bildenden Meristems zu entstehen.

Die Bildung der Wurzeln im Callus ist demnach stets abhängig von dem Auftreten des geschilderten Meristems, welches die gleichen Fähigkeiten wie das Cambium besitzt. Sie konnte niemals an anderen später zu besprechenden Meristemen beobachtet werden, auch wenn diese in Verbindung mit den ersteren stehen. Diese Tatsache wird uns in der Folge eine Erklärung dafür bieten, daß die Wurzelbildung nur am basalen Pol des Stecklings auftreten kann.

Aber nicht immer braucht die Orientierung des aus dem Cambium in den Callus tretenden Meristems zu dem Holzteile des Stecklings in der geschilderten Weise stattzufinden und die Produktion des neuen Holzteils in dieser regelmäßigen Art vor sich zu gehen. Oftmals ist das Meristem nach außen gebogen und verläuft dann nahe der Peripherie des Callus. Dann kann es sich auch teilen und mehrere in paralleler Richtung laufende Meristeme mit entsprechend konzentrisch angeordneten Holzteilen ergeben. Endlich liefert unter gewissen Bedingungen dies Meristem auch in der Hauptsache Gefäßstränge, welche sich vielfach verzweigen, wogegen die eigentliche Wundholzbildung zurücktritt. Kurz, es können noch allerhand Modifikationen vorkommen, welche wir später genauer kennen lernen werden. Sie alle stimmen aber darin überein, daß sie die Fähigkeit verloren haben, Wurzeln zu erzeugen, d. h. also, die typische Eigenschaft des erstgenannten Meristems nicht mehr besitzen.

Außer diesen direkt mit dem Cambium zusammenhängenden Meristemen treten aber noch andere, vollkommen isoliert liegende Teilungsgewebe auf, welche von verschiedenartiger Befähigung sind. Sie können sich ähnlich wie die ersteren verhalten und einen Holzteil erzeugen, produzieren aber ebenfalls nie Wurzeln, und auch die Bildung von Rindenelementen gehört zu den Ausnahmen. Andere Meristeme sind dagegen ganz einseitig befähigt und können nur eine Zellart bilden, sie werden später besprochen werden.

Das Auftreten der holzbildenden Meristeme im jugendlichen Callus erfolgt meist im Anschluß an die früher genannten Tracheidengruppen. In diesem Falle beginnen die parenchymatischen Zellen der Umgebung neue Teilungen auszuführen und zwar derartig, daß die betreffenden Tracheidengruppen von solchen Teilungszonen umhüllt werden. Aus dem Teilungsgewebe entstehen dann in der Folge nach innen Tracheen, Tracheiden und Holzfasern, also richtige Holzteile, die mitten im Callus eingebettet liegen. Diese Gebilde wurden schon von Vöchting (1892, S. 141 ff.) in den beim Okulieren entstandenen Parenchymwülsten zwischen Schildchen und Unterlage beobachtet und später von Mäule (1896, S. 11 u. 21) als „Knäuelbildungen" für die Calluswülste an den Ringelwunden der Holzgewächse näher beschrieben. Dann treten noch andere gleichbefähigte langgestreckte Meristeme isoliert im Callus oder im Anschluß an Tracheidengruppen auf, welche zur Bildung von plattenförmigen oder gebogenen Holzteilen führen. Kurz es kommen die verschiedenartigsten Formen dieser isolierten Holzkörper im Callus vor.

Im Gegensatz zu dem vom Cambium ausgehenden Meristem, welches stets nach innen, d. h. der Wundfläche zu Holzelemente abscheidet, ist eine bestimmte Orientierung dieser letztgenannten Meristeme nicht vorhanden. Wenn auch bei den langgestreckten, plattenförmigen Holzteilen vielfach das Meristem auf der Außenseite liegt, so braucht dies doch nicht immer der Fall zu sein, sondern es kann sich auch auf der Wundseite befinden. Vollends ist die Lage der die isolierten Holzkerne begrenzenden Meristeme allein von der Orientierung dieser abhängig.

f) Hyperhydrische- und Korkgewebe.

Als letzte Teilungsgewebe haben wir zwei Arten Meristeme zu nennen, von denen das eine hyperhydrische-, das andere Korkgewebe erzeugt. Beide treten in den äußersten Zellschichten des Callus unter bestimmten Bedingungen auf. Besonders das erstere ist imstande, relativ große Gewebemassen zu produzieren. Seine Produkte ähneln den Rinden- und Lenticellenwucherungen vieler Gewächse, welche bei Wasserüberschuß und mangelnder Verdunstung auftreten und daher von Küster (1903, S. 74 ff.) als hyperhydrische Gewebe bezeichnet wurden. Auch im Callus verdanken sie gleichen Bedingungen ihren Ursprung.

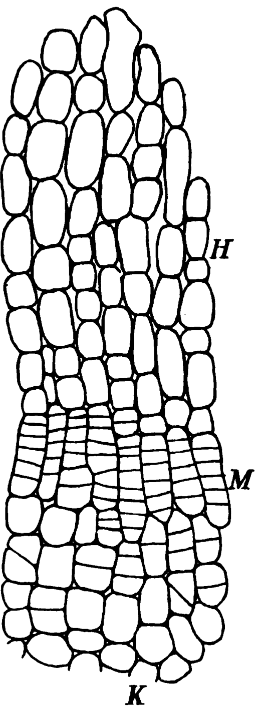


Fig. 7. Ausschnitt aus den Oberflächenschichten des auf Fig. 15 abgebildeten Callus. 140 mal vergr.
K = normale Calluszellen,
M = Meristem,
H = hyperhydrische Zellen.

Die nebenstehende Fig. 7 zeigt einen Ausschnitt aus einer derartigen hyperhydrischen Gewebewucherung. Die obersten Zellen der einzelnen Reihen sind bereits stark hypertrophiert, abgerundet und in der Ablösung begriffen. Klar tritt auf diesem Präparat das eigentliche Meristem hervor, welches noch deutlich die in einer Reihe liegenden Mutterzellen erkennen läßt, die ihrerseits wieder an das normale Callusgewebe angrenzen. Nicht immer ist jedoch ein derartig fortlaufendes Meristem vorhanden, und dementsprechend zeigen auch die hypertrophierenden Zellen keine solche regelmäßige Anordnung in parallele Zellzüge. Einzelne Zellreihen mit nach außen stets größer

werdenden Zellen sind naturgemäß vorhanden, aber diese wuchern nach allen Richtungen durcheinander und sind hin- und hergebogen. Ihre Mutterzellen befinden sich in verschiedener Entfernung von der Oberfläche und nicht auf einer Linie, so daß es selten zur Bildung fortlaufender Meristeme kommt. Diese hyperhydrischen Gewebe können 1—2 mm Höhe erreichen, ihre Zellen geben die reine Zellulose-Reaktion und sind also nicht kutinisiert.

Eine geringere Ausdehnung erreichen die Korkgewebe, welche ebenfalls aus einer meristematischen Zellschicht hervorgehen und schon von Stoll (1874, S. 760 ff.) am Callus holziger Gewebe beobachtet wurden. Ein solches Korkmeristem entsteht, wenn infolge zu großer Trockenheit das an der Oberfläche gelegene nur schwach kutinisierte und wenig widerstandsfähige Hautgewebe abstirbt. Zuerst verkorken dann allerdings die nächsten Zellschichten, dann aber kommt mit der Zeit unter diesen ein Korkmeristem zur Ausbildung, das langsam Ersatz für die vertrocknenden Zellen nachschiebt.

Damit wäre die Aufzählung der verschiedenen Differenzierungsmöglichkeiten im Callus erschöpft, und es bleibt nur noch übrig, einige in ihm vorkommende Inhaltsbestandteile zu erwähnen (vgl. auch Küster 1903, S. 167).

Wie in allen parenchymatischen Zellen der Pflanze sind auch in denen des Callus Leukoplasten vorhanden, und damit ist die Fähigkeit zur Stärkebildung gegeben, welche auch stets im weniger stark wachsenden Callus realisiert wird. Bei Lichtzutritt findet schnell ein Ergrünen dieser Leukoplasten statt, doch ist ihre Färbung meist wenig intensiv.

Von Exkreten sind in großer Menge oxalsaurer Kalk und Gerbstoff vorhanden. Ersterer tritt in der Rinde und dem Marke der unverletzten Zweige von *Populus* bereits in relativ großer Menge in Form von Drusen und außerdem in der Rinde in besonderen kristallführenden, den Bastfasern angelagerten Zellzügen in Form von rhombischen Einzelkristallen auf. Im Callus sind die Drusen von oxalsaurem Kalk in wechselnder, oft sogar in größerer Häufigkeit wie in den genannten Geweben anzutreffen. Dagegen kommen Einzelkristalle nur bei Vorhandensein der früher beschriebenen Sklerenchymgruppen und an diese angelagert in sehr geringen Mengen vor.

Auch Gerbstoff findet sich in relativ großen Mengen schon im jugendlichen Callus vor. Bereits ohne Anwendung einer mikro-

chemischen Reaktion sind die betreffenden Zellen durch ihren stark lichtbrechenden Inhalt als gerbstofführend kenntlich. Irgend eine bestimmte Anordnung oder Verteilung dieser Zellen oder Zellzüge ist nicht wahrzunehmen. Sobald die Wundholzbildung begonnen hat, zeichnen sich auch die neuen Markstrahlen sehr bald durch äußerst intensive Gerbstoffreaktion aus.

Die vorhergehenden Betrachtungen bezogen sich lediglich auf die verschiedenen Differenzierungsvorgänge, welche in dem aus dem Cambium hervorgehenden Callus auftreten. Im folgenden haben wir nun die übrigen Gewebe auf ihre Fähigkeiten bezüglich der Callusproduktion zu prüfen.

II. Der Rindencallus.

Die Reproduktionstätigkeit eines Teiles der Rinde, nämlich der jüngsten Partien der sekundären Rinde, war schon gemeinsam mit derjenigen des Cambiums, von welcher sie an Querschnittflächen nicht zu trennen ist, behandelt worden (S. 357). Wir mußten dabei annehmen, daß die Befähigung der Callusderivate dieser Partien mit denen des Cambiumcallus übereinstimmt. Entsprechend den Zielen unserer Arbeit ist es jedoch auch von Interesse, die Reproduktionsfähigkeit der Rinde für sich allein zu untersuchen und die Differenzierungsmöglichkeiten des Callus der primären wie der sekundären Partien im einzelnen festzustellen.

Daß eine ziemlich weitgehende Befähigung in der sekundären wie primären Rinde in speziellen Fällen vorhanden sein kann, zeigen bereits einige frühere Untersuchungen. So berichtete schon Trécul (1853, S. 261), daß in losgelösten und nicht wieder angewachsenen Rindenlappen von *Paulownia imperialis* regelrechtes Holz gebildet wurde. Dem schließen sich in neuerer Zeit Angaben von Krick (1891), Vöchting (1892, S. 141), Mäule (1896, S. 23) u. A. über Bildung von isolierten Holzkernen in der Rinde an. Aber auch die Neubildung von Adventivknospen wurde schon beobachtet, so von Trécul (1847, S. 279) in der sekundären Rinde der Wurzel von *Ailanthus glandulosa* und von Beijerink (86, S. 105) in der primären Rinde der Wurzeln von *Aristolochia Clematitis* u. a.

Eingehendere Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge des Callus, welcher aus der primären wie sekundären Rinde der *Populus*-Arten hervorgeht, liegen noch nicht vor. Nur eine Bemerkung Küsters (1903, S. 165) besagt, daß auch der Callus der sekundären Rinde Tracheiden produziert. Schon für diese letztere

Feststellung sind Querschnittflächen meist schlecht geeignet, mehr aber noch für alle Differenzierungsvorgänge, welche längere Zeit in Anspruch nehmen. Versieht man aber Stecklinge mit sehr schiefen Schnittflächen, wie dies später beschrieben ist (Abschn. 2, V), so wird es möglich, die Zugehörigkeit der Callusderivate der einzelnen Rindenschichten noch längere Zeit hindurch sicher zu erkennen. An derartig zugerichteten Stecklingen findet man nun im Callus der sekundären Rinde häufig Tracheidengruppen, welchen sich später Meristeme anlagern, durch deren Tätigkeit dann isolierte Holzkerne entstehen. Die Zugehörigkeit dieser Tracheidengruppen zum Rindencallus ist unverkennbar, da sie oft in nächster Nähe der für die sekundäre Rinde typischen, großen, langgestreckten Bastbündel liegen. Aber auch das fortlaufende, vom Cambium ausgehende Meristem, welches in erster Linie einen kompakten Holzkörper, schließlich aber Gleiches wie das Cambium zu erzeugen vermag, nimmt seinen Weg bei derartig schrägen Wundflächen häufig durch die Derivate der sekundären Rinde. Dies zeigt einmal schon der Verlauf des Holzkörpers auf dem Übersichtsbilde Fig. 20. Viel klarer geht dies jedoch aus der Betrachtung der mikroskopischen Präparate hervor, in welchen man die ausgewachsenen Zellreihen der Rinde bis in das besagte Meristem hinein verfolgen und so unzweideutig die Zugehörigkeit des betreffenden Callusteiles feststellen kann.

Etwas schwieriger liegt die Sachlage bezüglich der primären Rinde, welche sich bei den *Populus*-Arten aus chlorophyllführendem Parenchym und rundlichen, aus kurzen Sklereiden bestehenden Sklerenchymgruppen zusammensetzt. Sicher läßt sich meist nur feststellen, daß in dem von ihr herrührenden Callus unter bestimmten Bedingungen Sklereidengruppen leicht gebildet werden. Jedoch sind diese neu entstandenen Gruppen nicht mit den gleichen Zellgruppen der Rinde zu verwechseln, welche sich dicht an der Schnittfläche befanden, aber durch das starke Wachstum des umgebenden Rindenparenchyms in den Callus hineingerissen wurden und nun den Anschein erwecken, als ob sie neu gebildet wären. — Ob auch Tracheiden oder holzliefernde Meristeme im Callus der primären Rinde auftreten, konnte mit Sicherheit bei dieser Art der Beobachtung nicht festgestellt werden, obwohl einige Präparate dies wahrscheinlich machten. Denn auch hier wird der Callus allmählich durch den der sekundären Rinde beiseite gedrängt oder verschmilzt mit ihm.

Es mußte daher eine andere Versuchsanstellung gewählt werden, welche eine getrennte Beobachtung der einzelnen Rindenpartien

längere Zeit hindurch ermöglichte. Hierbei war auch ein weiterer Differenzierungsvorgang in Betracht zu ziehen, nämlich die Sproßbildung. Obwohl die auf diese letzteren hinzielenden Versuche von vornherein nicht sehr aussichtsreich erschienen, wurden sie doch längere Zeit hindurch fortgesetzt, bis sie schließlich einen Erfolg zeitigten. Und zwar bediente ich mich einer sehr einfachen Methode, welche auf einer zufälligen Beobachtung fußte. Bei Stecklingen von *Populus canadensis* nämlich hatte ich die Erfahrung gemacht, daß nach häufigem Abschälen des in der Entwicklung begriffenen Callus allmählich das Wachstum dieses nachläßt. Dafür erschienen aber über der gebräunten Schnittfläche oberhalb der jetzt keilartig verbreiterten cambialen Zone Sproßanlagen und zwar in steigender Menge. Der unterhalb der Schnittfläche befindliche geringe Callus befand sich also in einem Zustande, welcher die Sproßproduktion begünstigte.

In der Voraussetzung nun, daß, wenn überhaupt vom Rindencallus Sprosse erzeugt werden, dies unter den angegebenen Bedingungen am leichtesten eintreten mußte, wurde eine große Anzahl von *Populus canadensis*-Stecklingen (welche im Kasten bei 94% Luftfeuchtigkeit und 25° C. in aufrechter Stellung kultiviert wurden), so behandelt. Im Anfang wurde der ganze Callus in Zwischenräumen von 3 Tagen mit scharfem Skalpell entfernt. Nach 3 bis 4 Wochen hatte die Callusbildung der Rinde fast ganz aufgehört, und es erschienen oberhalb der cambialen Zone in großer Menge Sproßanlagen, welche sogleich mit dem noch vorhandenen Cambialcallus vorsichtig entfernt wurden [1]). Nach 5 bis 6 Wochen zeigten sich nun auf der etwas verbreiterten Schnittfläche der Rinde bei einer geringen Anzahl von Stecklingen kleine Callushügel, welche die gebräunte Oberfläche durchbrochen hatten. Diese Hügel, welche sich z. T. über der primären, z. T. über der sekundären Rinde befanden, produzierten dann einige Tage später Sproßanlagen.

Einen derartigen aus der primären Rinde hervorgegangenen Callushügel, welcher mehrere Sproßanlagen trägt, zeigt die umstehende Fig. 8. Die Neubildung ist aus den parenchymatischen Zellen hervorgegangen, welche auf der Außenseite des äußeren Bastbündels B^{II} liegen, das die Grenze der sekundären Rinde bildet. Die betr. Zellreihen waren in Form eines einheitlichen Stranges aus-

1) Für diese wie für die später zu schildernden Versuche am Markcallus bedient man sich feiner Skalpelle oder noch besser der sehr schmalen sogen. Starmesserchen, wie sie bei Augenoperationen Verwendung finden.

gewachsen, von dem dann seitlich nach allen Seiten, z. T. in senkrechter Richtung, die übrigen Zellreihen ausstrahlten, wie dies in der Figur durch Schraffierung angedeutet ist. Kleine Tracheidenstränge und Meristeme mit beginnender Holzbildung zeigten sich am Fuße der Anlagen. — Bei anderen Stecklingen wieder waren Callushügel mit Sproßanlagen und Tracheidengruppen über der sekundären Rinde entstanden, und zwar geschah dies oft zwischen zwei Bastbündeln, so daß die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Schicht der sekundären Rinde noch genau festzustellen war.

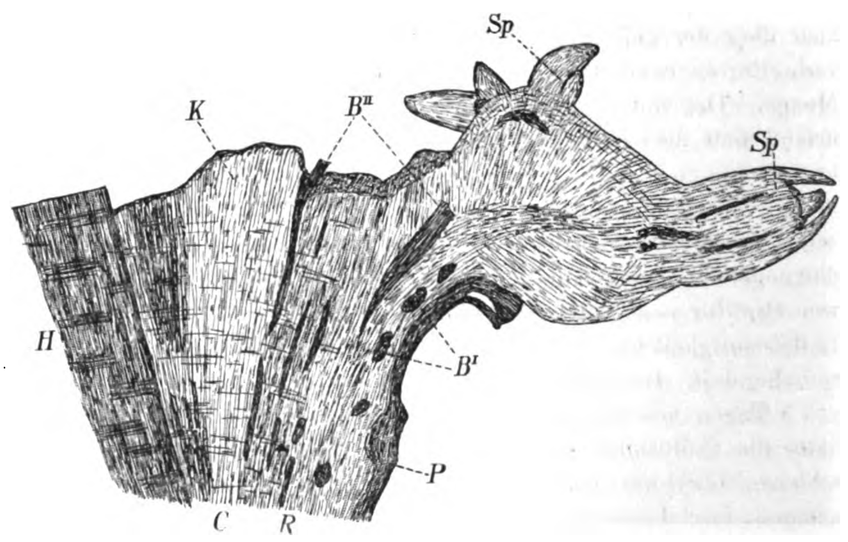


Fig. 8. Medianschnitt durch einen aus der primären Rinde der apikalen Schnittfläche hervorgegangenen Callushügel mit Sproßanlagen. Der betreffende sechsjährige Steckling *(Populus canadensis)* war 45 Tage in Kultur. 17 mal vergr.

Sp = Sproßanlagen, *B'* = Bastgruppen der primären, *B''* = Bastbündel der sekundären Rinde, *H* = Holz, *C* = Cambium, *R* = Rinde, *P* = Periderm, *K* = Reste d. Cambialcallus.

Diese Versuche zeigen also, daß, wenn es gelingt, einerseits durch rechtzeitige Unterdrückung des Cambialcallus die von diesem ausgehenden Hemmungen zu beseitigen, anderseits einen für die Sproßbildung günstigen Bedingungskomplex herzustellen, nicht nur von dem Callus der sekundären, sondern auch von demjenigen der primären Rinde Sprosse erzeugt werden können. Damit ist aber gleichzeitig erwiesen, daß sämtliche in der Pflanze vorhandene Potenzen auch in diesen älteren (hier ca. sechsjährigen) Rindenteilen latent vorhanden sind und nur infolge der Konstellation der inneren Bedingungen normalerweise nicht realisiert werden. Das Vorhanden-

sein dieser Allgemeinbefähigung wird auch dann nicht in Frage gestellt, wenn wie hier für die Einleitung der Sproßbildung erst eine längere Zeit andauernde Teilungstätigkeit erforderlich ist, wodurch vielleicht eine zwar schon vorhandene, jedoch noch reparable einseitige Differenzierung wieder beseitigt wird (vgl. z. B. Pfeffer 1904, S. 169 und Wiesner 1892, S. 99).

III. Thyllenwucherungen.

Am geringsten sind die Fähigkeiten des Callus, der vom Holzparenchym geliefert wird. Wie bekannt, besitzt dieses schon normalerweise die Eigenschaft, lokal zu hypertrophieren und zwar in Form von sogen. Thyllen. Diese entstehen dadurch, daß die Schließhäute der großen Tüpfel, welche von den Holzparenchymzellen zu den Gefäßen führen, in diese letzteren hineinzuwachsen beginnen und hier mehr oder weniger große Blasen bilden. Die Bildung dieser Thyllen erfolgt besonders intensiv nach vorhergegangener Verwundung. Sie drängen sich dann aus den angeschnittenen Gefäßen heraus und setzen ihr Wachstum auch außerhalb dieser noch fort, so daß der freigelegte Holzteil vollkommen von ihnen bedeckt wird, eine Erscheinung, die schon Crüger (1860, S. 371), Stoll (1874, S. 765) u. A. (vgl. Küster 1903, S. 162) konstatierten.

Im allgemeinen bleiben Thyllen einzellig und ohne Differenzierung, doch konnte schon Molisch (1888, S. 9) bei *Robinia* und *Cuspidaria* mehrzellige Thyllen nachweisen, und neuerdings beobachtete Winkler (1904, S. 22) in den Gefäßen der Liane *Jacquemontia violacea* das Vorkommen von haarartigen Thyllen, welche bis zu zehn Zellen enthielten. Auch für die nach der Verwundung über die Schnittfläche emporwuchernden Thyllen von *Passiflora quadrangularis* gibt Stoll (a. a. O.) an, daß sie mehrfache Teilungen ausführen. Die so entstandenen Neubildungen sollen sich schließlich mit dem aus Mark und Cambium gebildeten Callus vereinigen, was jedoch Küster als zweifelhaft hinstellt. Außerdem wurden von Molisch (a. a. O., S. 10) u. A. Thyllen mit außerordentlich verdickten Wänden, sogen. Steinthyllen, in den Gefäßen von Laubhölzern und den Harzgängen von Coniferen aufgefunden (vgl. Küster a. a. O.).

Für die genannten *Populus*-Arten kann ich die Angaben von Stoll, soweit sie die Teilungstätigkeit der aus den Gefäßen hervortretenden Thyllen betreffen, vollständig bestätigen. Jedoch kann man von einer Vereinigung dieser Wucherungen mit den Callus-

derivaten der übrigen Gewebe, welche ja lückenlos miteinander verschmelzen, nicht reden, da diese Thyllenbildungen auch in späterer Zeit von den übigen Geweben stets scharf abgegrenzt sind. Schon wenige Tage nach der Verwundung wachsen die Thyllen aus den Gefäßen heraus und wenige Tage später sind bereits die ersten Teilungen in ihnen wahrzunehmen. Am älteren Callus bilden die Thyllen unter einigermaßen günstigen Bedingungen schon makroskopisch wahrnehmbare Gewebewucherungen, welche allerdings von dem Callus des Cambiums und Markes überdeckt werden, sich aber meist so lange wie diese lebend erhalten. Nur selten werden sie mit der Zeit vom Callus dieser Gewebe zusammengedrückt.

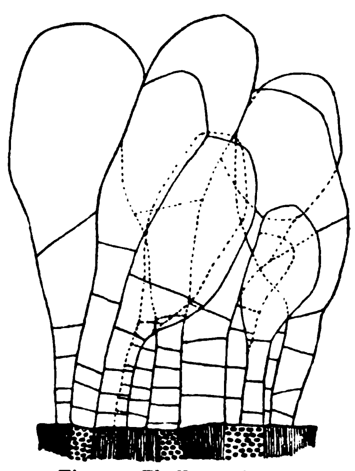


Fig. 9. Thyllenwucherung aus einem 4 Wochen alten bei 65—70% Luftfeuchtigkeit kultiv. Callus (Fig. 30). Der Holzteil ist schematisiert, weil der Schnitt wegen der Größe der Thyllen rel. stark sein mußte; nur die obersten Gefäße sind angedeutet. Da die Thyllen sich z. T. deckten, wurden die tiefer liegenden Wände punktiert. *(Populus nigra).* 140 mal vergr.

Die Form der mehrfach geteilten Thyllen ist eine sehr charakteristische. Oft schon nach der ersten Teilung bestand die Thylle aus einer blasigen oberen und einer schmäleren oft stielartigen unteren Zelle. Mit der Zeit wurden diese Differenzen noch erheblicher, wie dies aus Fig. 9 hervorgeht, welche einen Ausschnitt aus einer Thyllenwucherung (Fig. 30) zeigt. Bei den einzelnen Thyllen dieser Fig. 9 sind die oberste oder die beiden obersten Zellen stark hypertrophiert und blasig aufgetrieben und heben sich daher deutlich von den übrigen Zellen der Reihe ab, welche an Größe mit den gewöhnlichen Calluszellen übereinstimmen. Außerdem besitzen die oberen Zellen nur geringe Mengen von Protoplasma, während die unteren relativ viel Plasma enthalten. In diesen letzteren sind meist Leukoplasten reichlich vorhanden, welche besonders in älteren Stadien viel Stärke produziert haben. Irgend welche Differenzierungen bis auf gelegentlich etwas verdickte Membranen treten in diesen Thyllenbildungen nicht auf, doch wäre die Möglichkeit hierfür wohl nicht ausgeschlossen, wenn es gelänge, sie länger am Leben zu erhalten.

Jedenfalls ist die Tatsache von Bedeutung, daß das Holzparenchym in Form der über die Wundfläche hervorwachsenden Thyllen überhaupt eine regelmäßige Teilungstätigkeit beginnen und Reihen von zum Teil normal aussehenden plasmareichen Zellen liefern kann.

IV. Der Markcallus.

Der Besprechung des Callus endlich, welcher aus dem Marke gebildet wird, muß hier etwas mehr Raum gewährt werden, da er in den früheren Schriften meist weniger berücksichtigt wurde. Naturgemäß kann dieser Callus nur bei den Holzgewächsen auftreten, deren Mark in seiner ganzen Ausdehnung oder wenigstens in den Randpartien längere Zeit hindurch lebend bleibt. Dies trifft aber bei einer beschränkten Anzahl von Holzgewächsen zu. Unter diesen nehmen die *Populus*-Arten den ersten Platz ein. Ihr Mark bleibt in seiner ganzen Ausdehnung zehn Jahre hindurch und länger am Leben und vermag während dieser Zeit nach Verwundung reichlich Callus zu produzieren. Mit zunehmendem Alter beginnen allmählich die mittleren Teile des Markes abzusterben, während die langen und schmalen Zellen der Randpartien des Markes, das Parenchym der sogen. Markkrone (vgl. de Bary 1877, S. 519), noch längere Zeit lebend bleiben.

Über die Fähigkeit des Markes der Holzgewächse, Callus zu produzieren, berichten schon Crüger und Stoll in ihren mehrfach zitierten Arbeiten. Ersterer fand, daß auch bei Pflanzen, deren Mark zum größten Teile abgestorben war, die Zellen der Markkrone an der Wundfläche noch starke Wucherungen produzierten, welche die leere Markhöhle ausfüllten (a. a. O., S. 372). Stoll gibt das gleiche für das Mark von *Passiflora* und *Hibiscus* an (1874, S. 763). Auch er beobachtete eine starke Wachstums- und Teilungstätigkeit der Zellen der Markscheide; die so entstandenen Neubildungen quollen dann über die Schnittfläche empor und nahmen an der Callusbildung teil. Für die Reaktionsfähigkeit des Markes in speziellen Fällen spricht weiterhin die Beobachtung Mäules (1896, S. 27), daß bei *Evonymus europaeus* nach partieller Freilegung des Holzkörpers und seinem hierdurch bedingtem Absterben das an die betreffende Stelle angrenzende Mark eine Teilungstätigkeit entfaltet und regelrechtes Wundholz, bestehend aus Xylem und Phloem, liefert[1]. Endlich

1) Eine ähnliche Erscheinung wurde auch jüngst von Krieg (Beiträge zur Kenntnis der Callus- und Wundholzbildung geringelter Zweige usw., Diss. Würzburg 1908, S. 26 ff.) im Marke von *Vitis vinifera* beobachtet.

hat auch Küster (1903, S. 162) speziell die Callusbildung aus dem Marke von *Populus* untersucht und über die Differenzierung dieser entsprechend der Gestalt des Markes sternförmig gelappten Callusmasse berichtet. Er bemerkte in dieser das Auftreten von Tracheiden und Tracheidengruppen, an deren Peripherie sich neue Meristeme bilden (S. 180). Über die weiteren Leistungen dieser Meristeme, deren Bildung schon Stoll im Markcallus der vorhergenannten Holzgewächse gesehen hatte (1874, S. 767), und über das eventuelle Auftreten von Rindenelementen, z. B. Bastfasern, berichtet Küster nichts. Daß solches vorkommt, scheint schon aus den Zeichnungen von Stoll hervorzugehen, wenn auch der Autor diese Tatsachen in seinen Schilderungen nicht näher berührt. Denn in den Abbildungen, welche den vereinigten Callus aus Rinde, Cambium und Mark von *Hibiscus* und *Passiflora* darstellen und die Anlage des neuen Meristems in diesen veranschaulichen sollen, sind besondere Bastgruppen auch über dem Mark eingezeichnet. Da indessen dieser Autor die Callusabkömmlinge der einzelnen Gewebe nicht genügend trennt und sie nach ihrer Vereinigung als Ganzes behandelt, so ist nicht mit Sicherheit die Zugehörigkeit dieser Sklerenchymgruppen zum Markcallus zu ermitteln.

Im übrigen wäre gerade das Erscheinen von Sklerenchym im Markcallus nicht besonders auffallend, da auch im normalen Mark vieler Holzgewächse, besonders auch dem der *Populus*-Arten, häufig sklerenchymatische Zellgruppen vorkommen, welche meist erst spät infolge Sklerose der Markzellen entstehen. Dagegen weist die Bildung von Meristemen im Markcallus darauf hin, daß die latenten Fähigkeiten des Markes bedeutend größer sind, als man dies von vornherein bei einem bereits differenzierten Gewebe anzunehmen berechtigt ist. Es fragt sich nun, wie weit die Befähigung dieser Meristeme im Markcallus der *Populus*-Arten geht, ob sie diejenige des Cambiums resp. des ihm gleichenden Callusmeristems erreicht oder einseitiger wie dieses bleibt. Im Anschluß hieran war dann festzustellen, ob nicht vielleicht den Zellen des Markcallus die Fähigkeit ebenso wie zu den übrigen direkten Differenzierungsvorgängen auch zur Sproßbildung innewohnt, und diese nur normalerweise durch das starke Wachstum des Cambialcallus unterdrückt wird. — Daß übrigens eine derartige Sproßbildung aus dem Marke nicht zu den Unmöglichkeiten gehört, zeigt die bekannte Beobachtung Knight's (1805, S. 48) über Sproßbildung aus den Markrändern der abgeschnittenen, allerdings nur einjährigen Sprosse von *Crambe maritima*.

a) Gewebedifferenzierung.

Kehren wir aber vorher zur Gewebebildung des Markcallus zurück. Nach der Verwundung beginnt das Mark sehr schnell seine Teilungstätigkeit aufzunehmen, und zwar ist diese Fähigkeit von der Jahreszeit nicht im geringsten abhängig. Sowohl während der Hauptvegetationszeit, wie während der eigentlichen Winterruhe erscheint der Callus in gleicher Schnelligkeit und Menge, wie ich dies früher feststellen konnte (1904, S. 31). Bei nicht zu alten Ästen, deren Mark noch gleichmäßig wachstumsfähig ist, entwickelt sich der Callus anfangs recht regelmäßig und seine Längsreihen bilden meist eine direkte Verlängerung der Längsreihen der Markzellen. Sehr bald aber verschwindet dies regelmäßige Aussehen des Callus infolge der in verschiedener Richtung auftretenden neuen Zellteilungen. Allmählich lassen die aus dem mittleren Teile des Markes stammenden Calluspartien etwas im Wachstum nach, während der aus den Randpartien des Markes und den Zellen der Markkrone stammende Callus stärker wächst und sich fächerförmig ausbreitet in der Art, wie wir das beim Cambialcallus kennen lernten. In diesem letzteren Teil des Markcallus ist meist ein von den Zellen der Markkrone ausgehender, aus schmäleren Zellen bestehender Strang zu bemerken, welcher ein meristemartiges Aussehen besitzt und später hauptsächlich die Zellneubildung vermittelt. Je älter die Stecklinge sind, desto eher tritt der erwähnte Zustand ein und ist dort, wo die mittleren Partien des Markes wenig oder gar nicht teilungsfähig sind, was bei ca. 10jährigen Stecklingen der Fall ist, der vorherrschende. Wir sehen dann das ganze Mark gebräunt, bis auf einige seitliche Zellreihen, die ihrerseits einen kräftigen Callus entwickelt haben, welcher das abgestorbene Mark bedeckt.

Mit dem weiteren Wachstum beginnt auch das Auftreten der von Küster geschilderten Differenzierungsprozesse im Markcallus, das Auftreten isolierter Tracheidengruppen, an deren Peripherie sich neue Meristeme bilden. Die hierdurch entstehenden Holzteile können die verschiedenartigste Gestalt besitzen und eine wechselnde Orientierung zur früheren Wundfläche aufweisen. Meist treten mit der Zeit die anfangs getrennten Meristeme in Verbindung, sodaß ein fortlaufender, oft hin- und hergewundener Holzteil entsteht. Dann erscheinen auch oft in dem aus der Markkrone aufsteigenden meristematischen Zellstrange kleine Gefäßstränge, welche sich an die Gefäße der Markkrone ansetzen. Diesen isolierten resp. in Zusammenhang stehenden Gruppen von Holzelementen folgt nun unter

entsprechenden Bedingungen bald ein größeres Meristem, das in horizontaler Richtung oberhalb der erstgenannten den ganzen Markcallus durchsetzt und nach dem Marke zu einen zusammenhängenden Holzkörper abscheidet. Dieser das Mark kappenförmig bedeckende Holzkörper ist meist in der Mitte etwas eingesenkt und oft der ehemaligen Wundfläche so genähert, daß seine Mitte noch unter sie in den Markzylinder hinabreicht. Bei andauerndem Wachstum des Markcallus können von dem genannten Meristem auch Rindenelemente nach außen abgeschieden werden; dies scheint aber nur dann zu erfolgen, wenn der Markcallus mit dem Cambialcallus innig verwächst und eine Verbindung seines Meristems mit dem aus dem Cambium tretenden Meristem in dieser oder anderer Weise (S. 384) hergestellt wird. Dann entwickelt also das Meristem des Markcallus alle die Potenzen bezüglich der Gewebebildung, welche dem Cambium zukommen, ist ihm darin also vollkommen gleichwertig.

Unabhängig von diesen Vorgängen können, wie beim Cambialcallus, in den peripheren Schichten des Markcallus kleinere oder größere Sklerenchymgruppen erscheinen, welche direkt aus den parenchymatischen Calluszellen, wie früher beschrieben, hervorgehen. An der Oberfläche des Markcallus treten je nach der Wahl der äußeren Bedingungen die verschiedenen hyperhydrischen oder kutinisierten Zellarten auf, welche für den Cambialcallus beschrieben wurden. Nur scheint ähnlich wie beim Rindencallus die Tendenz zur Bildung von hypertrophischen Zellen zu überwiegen, während die auf Fig. 4 dargestellte regelmäßige epidermisartige Differenzierung der Oberfläche kaum eintritt.

Es werden demnach also mit der Zeit im Markcallus der *Populus*-Stecklinge alle diejenigen Gewebe gebildet, welche im Cambialcallus aufzutreten pflegen. — Soweit kann man die betreffenden Untersuchungen an Stecklingen durchführen, bei denen der gesamte Callus nicht allzu stark gewachsen ist, wo also der Cambialcallus nicht einfach den Markcallus, wie dies häufig eintritt, überwuchert hat. Im ersteren Falle sind auch dann, wenn sich Mark- und Cambialcallus schon berühren, in nicht zu vorgeschrittenen Stadien die Grenzen beider noch festzustellen und die Zugehörigkeit der betreffenden Zellarten im Callusgewebe zu ermitteln.

b) Sproßbildung.

Anders verhält es sich mit der Beobachtung der Sproßbildung. Da die Sprosse meist exogen entstehen, so ist ihre Zugehörigkeit

selbst an dem schwächer gewachsenen Callus nicht immer zu erkennen. Denn das Wachstum der peripheren Calluspartien ist recht unregelmäßig und daher eine Feststellung der Abstammung der einzelnen Calluspartien nicht immer möglich. Wo indessen eine Trennung des Mark- und Cambialcallus durch Reduktion des Wachstums infolge Einwirkung bestimmter Faktoren möglich ist, konnte trotz reicher Sproßbildung des Cambialcallus (vgl. Abschn. 3, III, 1) keine Spur von Sproßanlagen am Markcallus wahrgenommen werden.

In der Erwägung aber, daß das Nichtauftreten von Sproßanlagen in diesem Falle nur eine Folge irgendwelcher interner Korrelationen sein könne, die vom Cambialcallus aus ihren Ursprung nehmen, mußte versucht werden, den in der Entwickelung begriffenen Markcallus diesen zu entziehen durch Unterdrückung des ersteren. Nachdem um dies zu erreichen zuerst komplizierte Gypsverbände in Anwendung gekommen waren, die aber infolge der großen Plastizität des Callus und seiner Eigenschaft, sich durch die kleinste Lücke hindurchzuschieben, ihren Zweck verfehlten, griff ich in der Folge zu einer ganz einfachen Manipulation, die sich aber überaus gut bewährte. Sie bestand darin, daß einfach der Cambialcallus mit einem scharfen Skalpell jedesmal dann abgeschält wurde, bevor er den Markcallus erreicht hatte, was in der ersten Zeit ungefähr an jedem vierten Tage geschah. Später wuchs der Cambialcallus überhaupt langsamer nach und brauchte dann seltener enfernt zu werden. Die vorher befürchtete Infektion der Schnittfläche durch Mikroorganismen trat bei diesem Verfahren niemals ein. Benutzt wurde zu diesen Versuchen zuerst *Populus canadensis*, welche bei schwächerer Callusbildung eine etwas stärkere Tendenz zur Sproßbildung besitzt, dann aber auch *Populus nigra*, welche bei etwas stärkerer Callusbildung den gleichen Erfolg zeitigte.

Unter diesen Verhältnissen entwickelte sich der Markcallus kräftig, meist etwas stärker wie sonst unter den betreffenden Bedingungen. Am 15. bis 20. Tage der Entwickelung erschien bei der Kultur im Kasten bei 94 % Luftfeuchtigkeit an den Stecklingen von *Populus canadensis* an jedem Callus, bei denen von *Populus nigra* an der Mehrzahl der Calli mit großer Regelmäßigkeit je eine kleine Anzahl von Sproßanlagen. Sie gingen aus den peripheren Zellagen des Callus hervor, waren also exogenen Ursprungs. Durch diesen Versuch war also in klarster Weise gezeigt, daß der Markcallus von *Populus nigra* und *canadensis* die Fähigkeit zur Sproßproduktion besitzt.

Die Sproßanlagen waren fast ausschließlich an oder in der Nähe des äußeren Randes des Callus orientiert und waren meist einzeln und nicht wie beim Cambialcallus in Gruppen angeordnet. Sie entstammten also dem Callusgewebe, welches aus den Zellen der Markkrone und dem von diesem gebildeten Teilungsgewebe hervorgeht. Dies zeigt, daß diese Zellen, welche am längsten lebensfähig bleiben, auch die größte Befähigung besitzen. Auch wenn bei älteren, 8 bis 10 jährigen Stecklingen die Callusbildung im mittleren Teil des Markes bereits unterblieben war, und nur die Randpartien die Callusproduktion besorgt hatten, waren auf dem erhöhten Rande des Markcallus eine Reihe Sproßanlagen gebildet.

Die Sproßanlagen der meisten Markcalli entwickelten sich in der Folge aber nicht weiter, sondern erreichten im allgemeinen nur eine Größe von $^1/_2$ bis höchstens 2 mm. Nur eine sehr geringe Anzahl der Markcalli machte hiervon eine Ausnahme. Sie waren zumeist an jugendlichen Stecklingen entstanden, deren Schnittfläche durch die stark erweiterten Partien des Markes führten, wie sie sich an den Jahresgrenzen der Triebe vorfinden. Ihre Sproßanlagen wuchsen zuerst weiter und erreichten eine Länge von 2—4 cm, setzten dann aber ihr Wachstum nicht mehr fort und starben selbst unter günstigsten Kulturbedingungen im Dunkeln wie im Licht nach wenigen Wochen ab (Fig. 10).

Es fragt sich nun, welche Ursachen als Hemmnisse für die Weiterentwicklung der Sproßanlagen in Betracht kommen. Als solche könnte man einmal die schlechten Ernährungsbedingungen, dann die mangelhafte Wasserversorgung ansehen. Was die Ernährungsverhältnisse des Markcallus anbetrifft, so kann man wohl von vornherein annehmen, daß trotz seiner isolierten Lage an Kohlehydraten ein Mangel nicht eintreten wird, da diese ihm reichlich im Marke wie in den angrenzenden Markstrahlen zur Verfügung stehen. Schwieriger liegt dagegen die Frage bezüglich der stickstoffhaltigen Reservestoffe. Eigentliche Magazine sind ja für diese in der Nähe des Markes nicht vorhanden, es kann also nur das nutzbar gemacht werden, was sich in Form von Protoplasma in den parenchymatischen Zellen findet. Die dort deponierte Menge wird aber durch die starke Zellvermehrung ständig verringert, und es muß schließlich der kritische Moment eintreten, wo eine Weiterentwicklung des Callus aus Mangel an plastischen Reservestoffen nicht mehr möglich ist. Daß dies tatsächlich eintritt, erhellt schon daraus, daß dem Wachstum des Markcallus gewisse Grenzen gesetzt sind, die er auch bei sehr günstigen Wachstumsbedingungen nicht überschreitet.

Als zweites Hinderungsmoment für die Entwicklung der Anlagen im Markcallus käme eine nicht zureichende Wasserversorgung in Frage. Ein Blick auf die Gefäßanschlüsse der jungen Anlagen im Markcallus zeigt nun, daß eine Kommunikation dieser mit dem Holzteil des Stecklings nicht besteht. Wohl finden sich in der Verlängerung des Pleroms der jungen im Auswachsen begriffenen Anlagen oft eine Anzahl nebeneinanderliegender Gefäße und ein Procambium, welches mit einem Holzteil in Verbindung steht. Doch liegen diese letzteren isoliert im Callus und stehen mit den Leitungsbahnen des Stecklings nicht im Zusammenhang. Andere An-

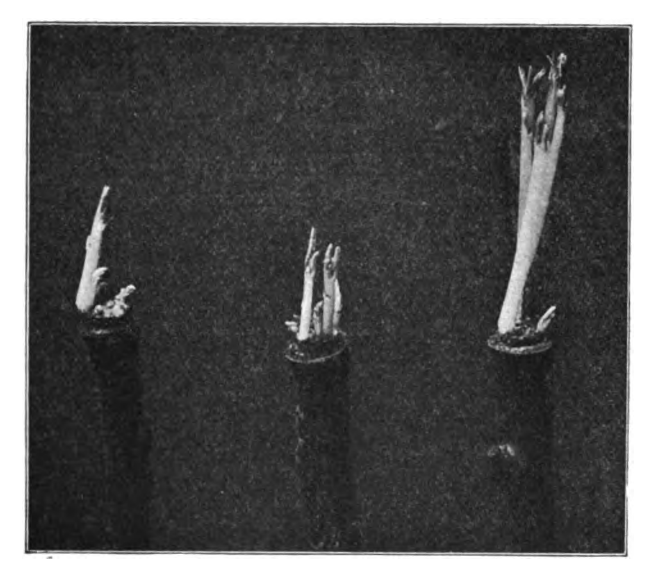


Fig. 10. Ca. 30 Tage alter Markcallus mit Sprossen an 4—5jähr. Stecklingen von *Populus canadensis*. Natürl. Größe.

lagen besitzen dagegen an ihrer Basis lediglich einen Tracheiden- resp. Tracheenkomplex, der aber keinen Anschluß an das Wundholz des Callus aufweist. Sehr selten stehen endlich Anlagen mit den kleinen Gefäßsträngen in Verbindung, welche sich an den Holzkörper der Markkrone ansetzen und aus den früher genannten meristematischen Strängen des Markcallus hervorgegangen sind. Aber auch in diesem Falle wird kein eigentlicher Zusammenhang mit den funktionierenden Gefäßen des Stecklings vermittelt. — Die Wasserversorgung der jungen Anlagen genügt demnach nicht den an sie zu stellenden An-

forderungen, und wir sind deswegen berechtigt, in ihr den zweiten Hemmungsfaktor für die Entwicklung der Anlagen zu sehen.

Ist diese letzte Voraussetzung richtig, so müßte eine Weiterentwicklung der Anlagen in dem Falle erfolgen, wo es gelänge, künstliche Verbindungen zwischen ihnen und den jüngsten Partien des Holzkörpers herzustellen. Dies ist nun in der Tat durchführbar. Von mehreren Versuchsanstellungen, welchen allen die Idee zugrunde lag, eine schmale Callusbrücke zwischen dem Markcallus und den jüngsten vom Cambium gebildeten Gefäßen zu schaffen, erwähne ich nur diejenige, welche sich als die praktischste erwies. Sie bestand einfach darin, daß der betreffende Steckling bei Beginn des Versuches durch einen von der Schnittfläche ausgehenden medianen Längsschnitt auf ca. 2—3 cm gespalten und dann in den Spalt eine 1 mm starke Glasnadel geschoben wurde, die ein Zusammenklappen der Spalthälften verhinderte. Nach Verlauf weniger Tage ward der 1—2 mm breite Spalt durch den von Cambium und Mark ausgehenden Callus ausgefüllt und die Verbindung hergestellt. Es war nur noch notwendig, außer wie früher den Cambialcallus jetzt auch sehr häufig den kräftig aus der Spalte wuchernden Callus zu entfernen. So entwickelten sich die beiden getrennten Markcallushälften normal ohne Beimischung einer Spur von Cambialcallus und produzierten Organanlagen[1]). Diese standen aber nicht in der Entwicklung still, sondern wuchsen dauernd weiter und lieferten ebenso kräftige Sprosse wie sonst der Cambialcallus. Bei der mikroskopischen Untersuchung ergab sich dann, daß der im Spalt befindliche Callus von großen Massen Gefäßbahnen erfüllt war, die sich

---

1) Dem Einwande, daß in diesem Falle immerhin noch eine Vermengung des Markcallus mit dem des Cambium möglich sei, begegnet folgende in jüngster Zeit erfolgreich ausgeführte Versuchsanstellung. An frisch zubereiteten Stecklingen wurde 3—4 mm unterhalb der Schnittfläche mittels eines scharfen Korkbohrers in horizontaler Richtung eine bis auf das Mark gehende Röhre ausgebohrt. Der Markcallus entwickelte sich bei stetem Entfernen des Cambialcallus in der beschriebenen Weise und produzierte — je nach der Wahl der äußeren Bedingungen — entweder Sprosse oder wuchs zu einer dem entsprechend kultivierten Cambialcallus oft an Größe nicht nachstehenden sproßlosen Callusmasse heran. In beiden Fällen ergab der mikroskopische Befund in dem sonst untätig gebliebenen Mark das Vorhandensein von Gefäßbahnen, welche den Markcallus mit dem im Callus des Bohrganges befindlichen Wundholz verbanden, das seinerseits wieder mit dem jüngsten Holz des Stecklings in Verbindung stand. Näheres über die Entstehung und Ausbildung dieser Gefäßbahnen, an denen sich übrigens bald ein regelmäßiges, Xylem und Phloem produzierendes Meristem konstituiert wird in einer in Kürze erscheinenden Abhandlung enthalten sein.

einerseits an das neue Holz des Stecklings, anderseits aber an das Wundholz des Markcallus oder, wenn solches nicht vorhanden war, direkt an die Gefäßstränge der Anlagen ansetzten.

Fast noch beweisender fiel das Ergebnis eines Versuches aus, bei welchem die angegebene Spaltung am Stecklinge erst ausgeführt wurde, nachdem dessen Markcallus schon ausgebildet war und kleine Sproßanlagen produziert hatte. Hier begannen, sofern der Callus noch nicht im Absterben begriffen war, die Anlagen ihr Wachstum,

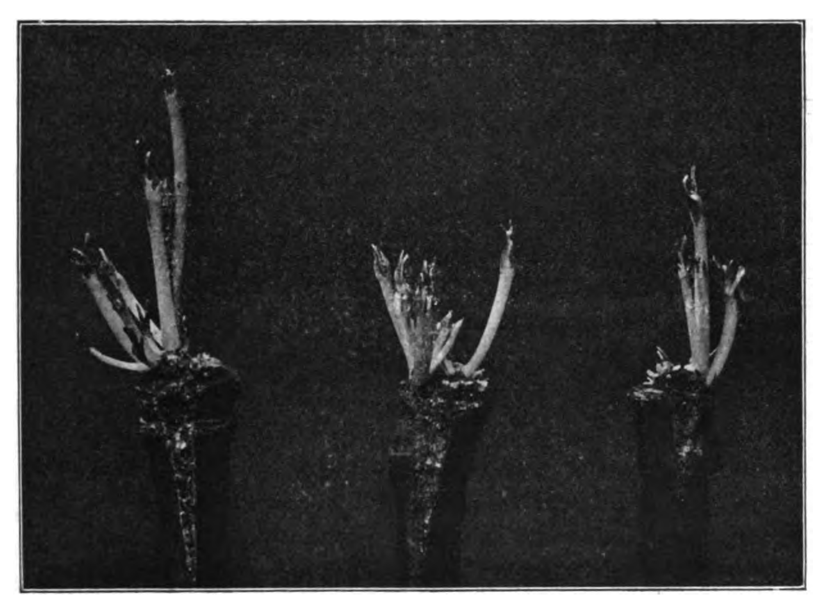


Fig. 11. 5—8jähr. Stecklinge von *Populus canadensis*, welche bei Beginn des Versuches gespalten wurden, nach vierwöchentl. Versuchsdauer. Der allein oberhalb der Schnittfläche vorhandene Markcallus trägt z. T. Sprosse und z. T. jugendl. Anlagen. Phot. nat. Größe.

sobald die Callusbrücken den Spalt geschlossen hatten, und so die Möglichkeit zur Herstellung von Anschlußbahnen gegeben war.

Bei der Betrachtung dieser Versuchsergebnisse ist jedoch nicht zu vergessen, daß schon vor der Anlage des Phloems an den neu entstehenden Bündeln durch die parenchymatischen Teile des Verbindungscallus auch stickstoffhaltige Reservestoffe wandern können, deren Nichtvorhandensein ja als weiterer Grund für das Nichtauswachsen der Sproßanlagen in Betracht kam. Es ist demnach aus

diesen Versuchen nicht klar ersichtlich, welches von beiden Momenten maßgebend für die Weiterentwicklung der Anlagen ist, ob wir dieses hauptsächlich im Anschluß der Anlage an die funktionierenden Leitungsbahnen des Stecklings oder aber in der nun erreichten Kontinuität des Markcallus mit der Cambialregion und der dadurch bedingten jetzt zureichenden Ernährung zu suchen haben.

Jedenfalls beweisen diese Versuche einwandfrei, daß die Weiterentwicklung der Sproßanlagen des Markcallus durch seine Isolierung zwischen toten und nichtfunktionierenden Geweben verhindert wird, und daß sofort nach Aufhebung dieser Isolierung auch die Hemmung beseitigt wird[1]). Dies zeigt nun weiterhin, daß es überhaupt falsch ist, lediglich aus dem Ausfall gewisser Wachstumsreaktionen dieser oder jener Zellgruppen an ihrem Entstehungsorte schon ein Endurteil über ihre Befähigung ableiten zu wollen. Denn vielfach ist eine Totalbefähigung noch vorhanden, kann aber nicht realisiert werden infolge der ungünstigen Lage zwischen toten oder nichtfunktionierenden Zellen. Erst in dem Momente, wo es gelingt, die Zellkomplexe aus ihrer Umgebung zu lösen und unter zusagenden Wachstumsbedingungen zur Reaktion zu veranlassen, wird es möglich sein, ihre Befähigung im ganzen Umfange zu erkennen.

Im Gegensatz zu dieser unter den genannten Wachstumsbedingungen regelmäßig auftretenden Sproßbildung konnte am Markcallus niemals eine Entwicklung von Wurzelanlagen beobachtet werden. Die Möglichkeit für eine solche wäre ja unter den Bedingungen gegeben, unter welchen die Weiterentwicklung des Markmeristems ermöglicht wird. Diese erfolgte aber dann, wenn durch eine Verwachsung des Mark- und Cambialcallus eine Verbindung des Meristems des ersteren mit dem vom Cambium ausgehenden Meristem hergestellt wird. In diesem Falle unterscheidet sich die Gewebeproduktion des Markcallusmeristems nicht von derjenigen des Cambium, es übt also die gleiche Funktion wie das Cambium aus. Demnach ist auch nicht einzusehen, warum dies Meristem nicht Wurzeln hervorbringen sollte. Nun sind allerdings die Bedingungen, unter denen die oben geschilderte Gewebebildung zustande kommt, für die Wurzelbildung besonders ungünstig, wie dies aus Abschn. 3, III, c

1) Auch durch Transplantation von genügend großen Markcalluspartien auf einen kräftigen Cambialcallus kann das Weiterwachsen solcher stehengebliebener Anlagen erzielt werden, sofern eine hinreichende Verwachsung beider Calli erfolgt.

hervorgeht. Gelänge es aber, derartig vorbereitete Calli später unter Bedingungen, welche die Wurzelbildung unterstützen, mit Erfolg zu kultivieren, so müßte auch diese letztere Befähigung in ihnen aktiviert werden. Leider gelang es bisher nicht, derartige Versuche durchzuführen, da die Calli unter den veränderten Versuchsbedingungen sich nicht genügend widerstandsfähig erwiesen.

V. Zusammenfassung.

Werfen wir zum Schluß noch einen Rückblick auf die Ausführungen dieses Abschnittes, welcher uns über die Befähigung der Callusderivate der einzelnen Gewebe der Sproßstecklinge von *Populus nigra* und *canadensis* zu den verschiedenen Differenzierungsprozessen Aufschluß geben sollte, so müssen wir zugeben, daß diese eine viel weitgehendere ist, als man nach den bisherigen Untersuchungen annehmen durfte. Denn es zeigte sich, daß nicht nur der cambiale Callus imstande ist, alles zu leisten, was normalerweise in der Pflanze vorkommt, sondern daß auch der Mark- und sogar der Rindencallus unter bestimmten Bedingungen Sprosse produzieren, also ebenfalls eine Totalbefähigung in sich bergen.

Diese Tatsache führt uns zu der oft erörterten Frage, ob nicht eine jede lebende Zelle der Pflanze imstande ist, nicht nur jederzeit ihre Wachstums- und Teilungstätigkeit wieder aufzunehmen, sondern häufig auch das Ganze zu reproduzieren (vgl. z. B. Vöchting 1878 S. 246 ff., Goebel 1902 S. 386, 486, Jost 1904 S. 402). Wenn auch diese postulierte Totalbefähigung selten zur Geltung kommt, so dürfen wir daraus nicht unbedingt schließen, daß sie nicht vorhanden wäre. So braucht z. B. eine gewisse einseitige Differenzierung noch nicht mit einem Mangel an einer solchen verknüpft zu sein, wie dies die bekannte Reproduktionsfähigkeit der Epidermiszellen von *Begonia* (Hansen 1881) zeigt. Anderseits darf allerdings auch nicht verkannt werden, daß eine Zelle durch spezifische Determination allmählich ihre Gesamtbefähigung einbüßen kann, was aber nicht schon aus einer äußerlich sichtbaren Differenzierung hervorzugehen braucht (vgl. Pfeffer 1904, § 42).

Wenn nun das Vorhandensein einer Totalbefähigung in bestimmten Geweben resp. Zellen nicht zutage tritt, so hat man den Grund hierfür vielfach nicht in einem Fehlen dieser, sondern in andern Ursachen zu suchen. Als solche kommen einerseits die im Innern der Pflanze herrschenden Wechselwirkungen, anderseits

Wirkungen rein mechanischer Natur in Betracht. Was diese ersteren anbetrifft, so werden sie in der Regel von solchen Geweben resp. Organen ausgehen, welche zurzeit die größte Aktivität besitzen. Gerade bei unsern Objekten ließ sich klar zeigen, daß sie ihren Ausgang vom Cambium oder seinen Derivaten nehmen. Eine Ausschaltung dieser Korrelationen war denn auch durch Unterdrückung der letzteren Gewebe zu bewerkstelligen. Besonders beim Mark ließ sich dies leicht durchführen, da es schon in Gestalt des Holzzylinders eine ziemlich weitgehende Isolierung besitzt. Diese letztere bringt es allerdings auch mit sich, daß eine Weiterentwicklung der jungen Sproßanlagen meist nicht eintritt und erst durch Aufhebung dieser Isolierung herbeigeführt werden kann.

Schwerer ist jedoch eine Unterdrückung der vom Cambium ausgehenden Hemmungen in bezug auf die angrenzende Rinde durchzuführen, und dem entspricht auch die größere Schwierigkeit, ihre Derivate zur Sproßbildung zu veranlassen. Schließlich erfolgt dies in einer Reihe von Fällen aber auch hier, wenn es gelingt, durch operative Eingriffe sowie durch Wahl einer passenden Luftfeuchtigkeit den Cambialcallus zu unterdrücken und daneben den Rindencallus in andauerndem schwachen Wachstum zu erhalten. Daß eine solche fortgesetzte Teilungstätigkeit evt. erst die Bedingung für die Bildung neuer Vegitationspunkte schaffen kann, etwa durch die Vermehrung des Protoplasmas (Wiesner 1892, S. 99), vor allem wenn bereits eine gewisse Differenzierung und damit verbundene Verminderung des Plasmas der betr. Zellen eingetreten ist, darf wohl angenommen werden. Dies machen auch Regels und Hansens Untersuchungen über die Entwicklung der Vegetationspunkte aus den Epidermiszellen von *Begonia* wahrscheinlich, sowie die Studien von Winkler (1904) über die Reproduktionstätigkeit der Epidermiszellen von *Torenia*, welche letzteren erst eine Furchung durchmachen, bevor sie zur Sproßbildung schreiten. Allerdings müßte man sich dann vorstellen, daß durch diese Plasmavermehrung nicht etwa Potenzen (Erbmasse), welche vorher nicht vorhanden waren, in die betr. Zellen resp. Tochterzellen hineingelangen, sondern daß hierdurch nur die Schaffung eines Zustandes angebahnt wird, welcher die Entfaltung des Vorhandenen ermöglicht[1]).

1) Bezüglich dieser Auffassung befinde ich mich wohl auch im Einklange mit der früher von Goebel geäußerten Ansicht (1902, S. 387, 487). Denn unter „Wieder-embryonalwerden“ versteht dieser Autor doch nur die Auflösung einer „Inkrustation“, welche der Zelle ihren charakteristischen Stempel aufdrückt, also nicht ein Wiedererlangen von ver-

Bei der Betrachtung jener Hemmungen der reproduktiven Tätigkeit der Zellen, welche sich aus rein mechanischen Gründen ergeben, dürfen wir die zwischen den einzelnen Geweben waltenden hier außer acht lassen, da sie durch operative Eingriffe mehr oder weniger leicht aufzuheben sind. Dies letztere ist aber nicht möglich bezüglich der Hemmungen, welche für die einzelnen Zellen in Betracht kommen, von deren Membranen wir bisher stillschweigend vorausgesetzt haben, daß sie noch in ihrer ganzen Ausdehnung zum Wachstum befähigt seien. Trifft dies jedoch nicht zu, und ist der Protoplast mit einer starren und mit bestimmten Stoffen imprägnierten Zellhaut umgeben, so ergibt sich hierdurch ein sehr wesentliches Hemmnis für eine neue Wachstums- und Teilungstätigkeit der Zelle. Daß überhaupt verdickte Zellhäute bei Regenerationsprozessen durch die Eigentätigkeit der Zelle gelöst werden, gehört zu den Seltenheiten. Bisher sind nur wenige Fälle bekannt geworden, und zwar beziehen sich diese auf Membranen, welche aus reiner Zellulose bestehen. So berichtet z. B. Crüger (1860 S. 371), daß die Wandverdickungen des Collenchyms bei Neubildungsprozessen resorbiert werden, und gleiches tritt ja auch normalerweise bei der Peridermbildung an jugendlichen Sprossen ein. Auch eine schwache Kutinisierung scheint nach Bemerkungen Hansen's über die Sproßbildung der Epidermiszellen von *Begonia* noch ein Weiterwachstum zu gestatten. Dagegen liegen über Resorption von bereits verholzten oder stärker kutinisierten Membranen Angaben nicht vor. Wie weit die jugendlichen, den Verholzungsprozess beginnenden Zellen noch zur Wachstums- und Teilungstätigkeit zurückkehren können, ist nicht bekannt und wurde auch in den vorliegenden Untersuchungen nicht verfolgt. Nur beiläufig berichtete Crüger (a. a. O.), daß jugendliche Holzzellen von *Erythrina* in den Neubildungsprozeß hereingezogen

---

loren gegangenen Fähigkeiten. Allerdings kann die Bezeichnung „Inkrustation" zu Mißverständnissen Anlaß geben, da sie sich auf zu verschiedenartige, teils außerhalb des Protoplasten vorhandene, teils in ihm liegende, also wohl ihm zugehörige Dinge bezieht. Die ersteren, d. h. verdickte, aber event. noch auflösbare Zellwände, sind wohl am besten als rein mechanische Hemmungen zu betrachten (vgl. später) und auch mit dem eigentlichen Zustand des Protoplasten in keinen Zusammenhang zu bringen. Anderseits kann man sich wieder von den im Protoplasten selbst liegenden Inkrustierungen schwer ein Bild machen. Dagegen erscheint mir der Vorgang des „Wieder-embryonal-werdens" verständlicher zu werden, wenn man darunter die Aufhebung einer durch die bisherige Konstellation der Wechselbeziehungen bedingten Hemmung versteht, welche in der betr. Zelle die Entfaltung der Gesamtheit der vorhandenen Potenzen hinderte.

wurden; doch handelte es sich wohl in diesem Falle um Zellen, deren Membranen noch nicht verholzt waren.

Für Holzfasern und ähnlichen Zellen ist die Frage nach etwaigem späterem regenativem Wachstum in unserm Falle von weniger Belang, da sie ohnedies früh absterben. Dagegen ist dies von größerem Interesse im Hinblick auf die Zellart, welche z. T. sehr lange am Leben bleibt und einen wesentlichen Bestandteil des Holzkörpers bildet, nämlich das Holzparenchym. Diesem bleibt die Möglichkeit, auch nach der Verholzung eine partielle Neubildungstätigkeit zu entfalten, durch ein Wachstum der unverdickten und nicht verholzten Zellhautpartien. Diese als Thyllen bekannten Aussackungen der Schließhäute in die benachbarten Gefäße bilden sich schon in der unverletzten Pflanze und sind dann meist ungeteilt. Bietet sich ihnen dagegen bei Verwundung Gelegenheit, über die Schnittfläche hervorzuquellen, so können sie unter günstigen Bedingungen ca. 6—8 Zellen enthaltende Zellzüge bilden. Diese bestehen nicht nur aus hypertrophischen Zellen, wie die eigentlichen Thyllen, sondern bergen in ihrem unteren Teile normal aussehende, plasmareiche Zellen, welche in ihrer Form den Zellen des Cambialcallus ähneln.

Das Vorhandensein der Fähigkeit, noch solche Neubildungsprozesse leisten zu können, ist bei diesen bereits differenzierten und vorholzten Zellen wohl besonders zu beachten. Jedenfalls beweist diese Tatsache, daß es unrichtig ist, lediglich aus der Produktion von hypertrophischem Zellmaterial, wie dies in den eigentlichen Thyllen vorliegt, auf einen Befähigungsmangel der Ausgangszellen schließen zu wollen. Denn auch die späteren Ausführungen werden zeigen, daß es gelingt, selbst Oberflächenzellen des Cambialcallus je nach Wahl der Außenbedingungen zur Bildung von Sproßanlagen, zu hypertrophischem Wachstum oder zur Korkbildung zu veranlassen. Demnach darf man wohl auch für die Thyllen annehmen, daß diese Wachstumsmanier wenigstens teilweise auf der Konstellation der äußern Verhältnisse basiert, welche ja auf die verschiedenen Gewebe nicht in gleicher Weise zu wirken brauchen. Ob allerdings die Befähigung dieser aus dem Holzparenchym stammenden Neubildungen auch bei Anwendung der günstigsten Methode eine begrenzte bleiben wird, könnte nur auf empirischem Wege entschieden werden. Dies dürfte jedoch nur dann möglich sein, wenn es gelänge, die betr. Protoplasten von ihrer Membran zu befreien, was recht aussichtslos erscheint.

Wenden wir uns schließlich den Differenzierungsvorgängen des Cambialcallus der *Populus*-Arten im besonderen zu. Auch für diese konnten wir nachweisen, daß sie mannigfaltiger sind, als bisher angenommen wurde. Zwar war das Vorkommen aller im Holzkörper vorhandener Zellarten in diesem Callus bereits bekannt, ebenso dasjenige anormal gestalteter tracheidaler Elemente. Doch konnte als neu die Bildung von verschieden gestalteten sklerenchymatischen Zellen nachgewiesen werden, welche auf direktem Wege aus den parenchymatischen Calluszellen hervorgehen. Dann war aber unser Hauptaugenmerk darauf gerichtet, die einzelnen Differenzierungsvorgänge, welche zeitlich und räumlich fast ohne jede Trennung erfolgen, nach ihrer Entstehungsmanier zu sondern und auf diese Weise eine klarere Einsicht in diese sehr verwickelten Verhältnisse zu bringen.

Es gelang zwei Hauptphasen zu unterscheiden. Die erste umfaßte die Bildung des eigentlichen parenchymatischen Callus und jener differenzierten Zellen, welche auf direktem Wege aus den Calluszellen hervorgehen. Ihnen gliedert sich die Entstehung der Sproßanlage nebst ihren primären Anschlußbahnen an.

Dagegen umfaßt die zweite Phase alle jene Differenzierungsvorgänge, deren Einleitung von der vorherigen Bildung eines Meristems abhängig ist. Sie schließt vor allem die Entstehung sämtlicher zusammenhängender Holzkörper in sich ein, weshalb wir diese Periode als diejenige der Wundholzbildung bezeichnen. Nur locker reiht sich diesen Vorgängen die Bildung der Procambiumstränge an, welche den Zuwachs der primären Anschlußbahnen für die Organanlagen bedingen. Und endlich ist als ganz unabhängig von diesen beiden Hauptphasen das Auftreten derjenigen Meristeme anzusehen, welche die Bildung von Kork und hyperhydrischen Geweben vermitteln.

Obwohl die Einzelvorgänge dieser beiden Hauptphasen während der Callusbildung vielfach ineinandergreifen und allerlei Übergänge vorhanden sind, so gestattet diese Unterscheidung doch wenigstens die Haupterscheinungen in Gruppen zu bringen und kann so bei einer späteren Analyse dieser Vorgänge als Einteilungsprinzip dienen. Wie nun diese verschiedenen Differenzierungsvorgänge im Cambialcallus infolge der Konstellation der innern und äußern Bedingungen zeitlich aufeinander folgen und sich eventuell gegenseitig verdrängen können, soll in den beiden folgenden Kapiteln gezeigt werden.

Abschnitt 2.
Die Abhängigkeit der Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von inneren Faktoren (Polarität, Korrelationen usw.).

Einer Beobachtung des Einflusses der verschieden variierten Außenbedingungen auf das Wachstum und die Ausbildung des Callus mußte naturgemäß die Klärung der Frage vorausgehen, inwieweit den sich entwickelnden Callusmassen schon durch die im Sproßstück herrschenden Wechselbeziehungen Verschiedenheiten, sei es morphologischer oder anatomischer Natur, aufgeprägt werden. Denn wir wissen ja, daß ein jedes meristematisches Gewebe, auch wenn es allseitsbefähigt ist, nicht alle seine Fähigkeiten frei entfalten kann, sondern in dieser Hinsicht unter dem bestimmenden Einfluß der ihm angrenzenden, bereits differenzierten Gewebe steht. Auch bei der Ausbildung des Callus war zu erwarten, daß durch den Ort seiner Entstehung die Produktion einzelner Gewebe oder Organe unterdrückt, diejenige anderer gefördert würde.

In erster Linie interessierte hier, ob Gegensätze in der Callusproduktion der beiden entgegengesetzten Schnittflächen eines Steckling es auftreten, ob also in der Ausbildung dieser Gewebe eine Polarität zum Ausdruck kommt. Eine solche konnte sich sowohl in der äußern Form des Cambialcallus geltend machen, wie in der anatomischen Struktur, d. h. in der Verteilung der im vorigen Kapitel beschriebenen Differenzierungsvorgänge. Ich wende mich vorläufig der äußern Ausbildung des Callus zu, da über diese Untersuchungen schon vorliegen, welche sich jedoch in ihren Ergebnissen nicht vollkommen decken und daher einer genauen Nachprüfung bedurften.

I. Die Polaritätserscheinungen in der äußern Form und der Organbildung des Cambialcallus.

Nachdem schon die älteren Autoren, wie Hales (1748, S. 88), Duhamel (1758, S. 58 ff.) und Knight (1803, S. 29 und 1806, S. 39), auf die Erscheinung hingewiesen hatten, daß am oberen Wundrande geringelter Stämme ein viel stärkerer Wulst entsteht, wie an dem unteren Wundrande, gab Vöchting als erster einige nähere Angaben gelegentlich seiner Studien über die Polaritätserscheinungen bei der Organbildung. Er berichtet bei der Besprechung der diesbezüglichen Versuche (1878, S. 26), daß an den

im feuchten Raum aufgehängten Salix-Stecklingen in der Cambialregion der basalen Schnittfläche in der Regel ein mehr oder minder kräftiger Callus entsteht, aus welchem nicht selten zwei oder mehrere Wurzeln hervorgehen. Auch bei der Schilderung seiner Ringelungsversuche gibt er an, daß an der oberen Wundlippe des Schnittes sich ein Wulst und viele Wurzelanlagen bilden, welche auswachsen, sobald die Umgebung es möglich macht („Ein Ausdruck der Basalkraft der oberen Lebenseinheit"). Dagegen entstehen auf dem kleinen Wulst, welcher gewöhnlich an der untern Wundlippe der Ringelwunden erzeugt wird, nicht selten zahlreiche Adventivsprosse — „eine Wirkung der Apikalkraft" — (S. 61).

Weitere Angaben über die Callusbildung an Salix-Stecklingen verdanken wir N. J. C. Müller (1885, S. 168), welcher an kürzeren Stecklingen Callusbildung nur an der basalen Schnittfläche feststellen konnte, während sie an der apikalen ausblieb. Das gleiche Resultat erhielt dieser Autor an längeren, geringelten Stecklingen, die ebenfalls nur an der basalen Schnittfläche, d. h. dem oberen Rande der Ringelwunde, Callusbildung aufwiesen; nur wenn sich die basale Schnittfläche im Sand befand, unterblieb die Callusbildung an dieser. Auch bei Inversstellung des Stecklings produzierten nur die basalen Schnittflächen Callus, der veränderte Einfluß der Schwerkraft blieb also ohne wahrnehmbare Wirkung. Es ergaben demnach diese Versuche, „für die Callusbildung eine Polarisation an den zwei Enden des Stecklings". Diese Angaben N. J. C. Müllers erhielten kurz darauf eine Bestätigung durch Beobachtungen, welche Kny an Stecklingen von *Ampelopsis* machte (1889, S. 201). In der Entwicklung des Callus an den Schnittflächen dieser Stecklinge machte sich nämlich ein bedeutender Gegensatz zwischen Basis und Spitze bemerkbar. Zwar waren in den ersten ein bis zwei Wochen noch keine konstanten Unterschiede vorhanden, doch zeigte meistens die Basis schon eine Bevorzugung; dagegen war nach 3—4 Wochen die Callusbildung an der Basis erheblich stärker. Selbst an Stecklingen von Pflanzen, welche mehrere Jahre hindurch invers eingepflanzt gewesen waren, trat nicht die geringste Abschwächung der Callusbildung am unteren Ende gegenüber den in normaler Lage erwachsenen Stecklingen ein. Eine Polarität in der Callusbildung kommt hiernach also auch an den Stecklingen von *Ampelopsis* in klarster Weise zum Ausdruck, obwohl sie nicht soweit geht, daß am Apikalende der Callus überhaupt in der Entwicklung gehemmt wird.

Dagegen berichtet Tittmann (1894), welcher die eingehendsten Untersuchungen über die Ausbildung des Callus an Stecklingen von *Populus nigra* und *pyramidalis* anstellte, auf Grund seiner Versuche mit Stecklingen, welche im Dampfraum aufgehängt oder in feuchtem Sand kultiviert wurden, daß, wenn beide Schnittflächen eines Steckliuges den gleichen Bedingungen unterworfen sind, sie beide gleichzeitig einen kräftigen, in der Größe nicht verschiedenen Callus produzieren (S. 178). Und weiter folgert er aus dem Vergleich mit den invers im Dampfraum aufgehängten Stecklingen, daß der Callus eine beiden Schnittflächen in gleichem Maße zukommende Neubildung ist, welche in ihrem Entstehen vollkommen unabhängig ist von der Einwirkung der Schwere (S. 179).

Endlich kommt auch Küster in seiner „pathologischen Anatomie" bei Behandlung der Callusgewebe auf diese Polaritätserscheinungen zurück, stellt aber im Gegensatz zu Tittmann fest, daß an Pappelstecklingen die basalen Pole zu einer reichlicheren Callusbildung befähigt sind, wie die apikalen (S. 169). Sein diese Angaben stützender Versuch ist allerdings nicht einwandfrei. Er brachte Stecklinge aufrecht und invers in Wasser und beobachtete, daß die invers aufgestellten Exemplare einen üppigeren Callus entwickelten, als die normal orientierten. Auf die gleiche Versuchsanstellung scheint sich auch eine spätere Bemerkung Küster's (1904, S. 280) zu beziehen, in der er sagt, daß auch dann, wenn die für die Callusbildung in Betracht kommenden äußeren Faktoren an der obern und untern Schnittfläche die gleichen sind, die Callusbildung ungleich üppig ausfällt und am basalen Pole merklich gefördert erscheint.

Da nun im Wasser die Callusbildung fast gänzlich unterdrückt wird, in Küster's Versuchen also nur der in Luft befindliche Pol des Stecklings an dieser teilnimmt, so ist hierdurch eine Verschiebung der normalen Reaktionsweise bedingt und damit ein unbegrenzter Spielraum für die Auslösung von Korrelationen gegeben, deren Effekt ohne weiteres nicht zu übersehen ist. Dazu kommt noch, daß sich zwar der apikale Pol in normaler, der basale dagegen in inverser Lage befand, also in einer der normalen nicht entsprechenden Stellung. Eine Entscheidung der Frage, ob sich die verschiedenen Teile eines Pflanzenorgans in bezug auf die Art ihrer Neubildungen verschieden verhalten, ist aber nur dann einwandfrei zu fällen, wenn sich das betreffende Organ in seiner ganzen Ausdehnung unter gleichartigen Bedingungen befindet.

Unter diesen Umständen ist es fast als Zufall zu bezeichnen, daß Küster die genannten Resultate erhalten konnte. Denn wie wir später sehen werden, ist die Abhängigkeit der quantitativen Callusentwicklung von bestimmten Außenbedingungen so stark, und wieder der Einfluß der letzteren auf die beiden Pole nicht immer gleichartig, daß z. B. eine geringe Veränderung der Luftfeuchtigkeit direkt den entgegengesetzten Effekt in den von Küster angegebenen Mengenverhältnissen des Callus beider Pole nach sich ziehen konnte. Außerdem sind individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Stecklingen auch bei der Benutzung gleichstarken Materials zwar nicht häufig, aber doch gelegentlich vorhanden, so daß es deswegen schon notwendig ist, nur die Pole des gleichen Stecklings bezüglich der Größe ihrer Callusproduktion zu vergleichen.

Obwohl die zitierten älteren Untersuchungen darin übereinstimmen, daß die Callusproduktion sowohl an Stecklingen wie bei Ringelungsversuchen stets an der basalen Schnittfläche stärker ausfällt als an der apikalen, so widersprechen diesen gerade die neueren Angaben von Tittmann, während die von Küster infolge der angegebenen Versuchsanstellung unbrauchbar sind. Gerade diese beiden Autoren bedienten sich aber der gleichen Objekte, welche zu den vorliegenden Studien verwendet wurden, nämlich der Stecklinge der *Populus*-Arten, und es waren daher ihre Angaben für uns von besonderer Wichtigkeit. Allerdings verloren sie an Wert, da nähere Mitteilungen fehlten, ob die Callusbildung von Beginn an in der angegebenen Weise verlief oder ob sich der zitierte Befund erst am Schlusse des Wachstums einstellte.

Schon gelegentlich meiner ersten Versuche, welche kurz vor dem Erscheinen von Küsters letzter Arbeit (1904) begonnen wurden, fiel mir aber auf, daß die Callusentwicklung nicht vollkommen regelmäßig verläuft. Es traten vielmehr im Gange der Entwicklung Verschiedenartigkeiten des Wachstums beider Pole ein, deren Ursachen auf den ersten Blick nicht zu übersehen waren. Dazu kam dann noch, daß auch die äußere Form der beiden Calli gewisse meist wiederkehrende Unterschiede zeigte, die auf eine differente innere Struktur schließen ließen. Alle diese Dinge mußten bei einer Nachprüfung der Versuche berücksichtigt werden.

Da die quantitative Ausbildung des Callus an den entgegengesetzten Polen des Stecklings bei der Beobachtung schwer von der Reproduktionstätigkeit des Callus zu trennen ist, und sogar, wie wir später sehen werde, zum Teil in gewissem Zusammenhang mit dieser

steht, so soll ihre Besprechung gleichzeitig mit der ersteren erfolgen. Schärfer wie in der Massenproduktion des Callus treten die Unterschiede in der Organbildung — der Sproß- und Wurzelproduktion — an den beiden entgegengesetzten Polen des Stecklings zutage. Die ersten Literaturangaben hierüber verdanken wir wieder Vöchting. Gelegentlich seiner eingangs erwähnten Ringelungsversuche beobachtete dieser Autor an dem oberen (basalen) Rande der Ringelwunden von Weidenzweigen Wurzelbildung, an dem unteren (apikalen) Rande dagegen Sproßbildung (S. 61). In entsprechender Weise verhielten sich die Wurzelstücke von *Populus dilatata*, denn diese erzeugten, mit der Spitze nach unten zeigend, aus dem Callus der oberen (in diesem Fall also basalen) Schnittfläche Sprosse (S. 85). Nur zwei Ausnahmen fanden sich unter diesen Wurzelstücken. Es wurden nämlich in zwei Fällen außer am basalen auch am unteren (apikalen) Callus einige Sprosse gebildet (S. 192). Weiter finden wir bei Rechinger (1893, S. 310) nur die kurze Notiz, daß bei Reproduktionsversuchen mit *Salix*-Stecklingen sich am oberen Ende „vorwiegend" Adventivsprosse, am entgegengesetzten Ende meist Wurzeln zeigten. Nähere Angaben fehlen bei diesem Autor vollkommen.

Eingehendere Untersuchungen verdanken wir dagegen wieder Tittmann (1894, S. 170). Er bestätigte einmal, daß am apikalen Callus bei fast allen von ihm beobachteten Pappelstecklingen Sprosse in großer Anzahl entstehen, während aus dem basalen Callus Wurzeln hervorgehen. Er beobachtete aber außerdem, und dies ist von besonderem Interesse, bei einem großen Teil der invers aufgestellten Stecklinge, deren apikales Ende in feuchten Sand eingelassen war, an dem in die Luft ragenden basalen Callus eine starke Sproßproduktion (vgl. auch Küster, 1906, S. 172). Diese Angaben Tittmann's bilden ein Seitenstück zu den zuletzt zitierten Befunden Voechting's an *Populus*-Wurzeln, denen sich noch ähnliche Befunde von Wiesner an *Taraxacum*-Wurzeln anschließen (1892, S. 112 Anmerk.). Sie alle verdienen deshalb eine besondere Beachtung, da sie auf den ersten Blick eine Umkehrung oder Verwischung der Polarität der betreffenden Organe erkennen zu lassen scheinen, und haben daher auch den verschiedenen Autoren Gelegenheit zur Diskussion dieser Dinge gegeben. Auf die verschiedenen Ansichten möchte ich aber an dieser Stelle noch nicht eingehen, da die betreffenden Erscheinungen später im Zusammenhang mit den Resultaten der eigenen Versuche verglichen und diskutiert werden müssen.

Um nicht den gleichen Fehler zu begehen, welcher von anderer Seite gemacht wurde, bespreche ich in folgendem zuerst nur diejenigen Versuche, welche sich auf die Callusbildung der im dampfgesättigten Raum aufgehängten, also in ihrer ganzen Ausdehnung gleichen Bedingungen exponierten Stecklinge beziehen. Es handelt sich dabei nur um solche Stecklinge deren Schnittflächen senkrecht zur Achse angebracht waren, da die Callusbildung an schiefen Schnittflächen oder seitlichen Wunden abweichend ausfällt und daher später gesondert besprochen werden soll. Infolge periodisch auftretender und individueller Verschiedenheiten war es notwendig, diese Versuche etwas weiter auszudehnen und zu variieren. Die gleichen Umstände zwingen mich auch, sie in größerer Ausführlichkeit zu behandeln.

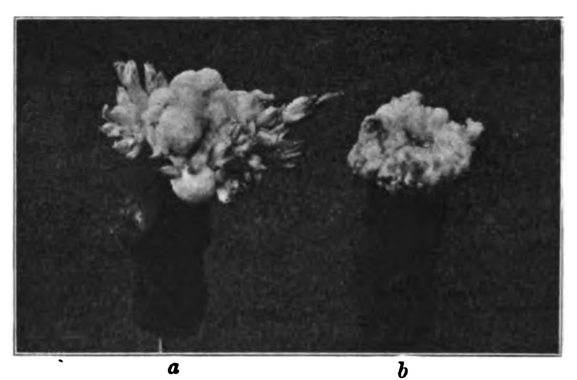
a) Versuche.

Der Aufzählung der Versuchsresultate möge einiges über die Versuchsanstellung vorausgeschickt werden. Da die Stecklinge mindestens vier Wochen hindurch der Beobachtung dienen müssen, ist es notwendig, ihnen die günstigste Behandlung angedeihen zu lassen. Als Kulturgefäße wurden größere Glaszylinder von ca. 35 cm Höhe und 15 cm Breite benutzt, welche mit doppelter Lage Fließpapier ausgekleidet waren. Am Boden befand sich eine 2—3 cm hohe Wasserschicht. Überdeckt waren diese Cylinder mit umgestülpten Kristallisierschalen, auf deren Boden eine Reihe von Korkstücken befestigt war, an welchen die ca. 20 cm langen und 10 mm starken Stecklinge aufgehängt wurden. Auf diese Weise wurde erreicht, daß die in den Kulturzylindern befindliche Luft stets annähernd dampfgesättigtwar, und dadurch einer merklichen Transpiration der Stecklinge vorgebeugt. Da die Stecklinge während der ersten Zeit des Versuches, d. h. solange keine bis in das Wasser hinabreichenden Wurzeln gebildet sind, Wasser nicht aufnehmen können, so ist darauf zu achten, daß wenigstens bei Beginn des Versuches der Wasservorrat der Stecklinge möglichst groß ist. Dies gelingt am besten dadurch, daß man die Stecklinge einen Tag hindurch im Wasser liegen läßt und dann direkt nach vorheriger Erneuerung der Schnittflächen in den Kulturzylinder bringt. Auch kann man die Stecklinge vorher im luftverdünnten Raum mit Wasser injizieren, doch ist dies weniger zu empfehlen, da bei zu lange andauernder Injektion leicht kleine Schädigungen auftreten.

Die betreffenden Glaszylinder wurden dann in eine Abteilung eines größeren, lichtdicht schließenden Schrankes des hiesigen

Wärmezimmers gebracht, deren Temperatur konstant 25° C. betrug. Unter den angegebenen Vorsichtsmaßregeln ist es nun leicht, die betreffenden Stecklinge 6—7 Wochen hindurch gesund zu erhalten. Sollten sich partiell Pilzinfektionen zeigen, so hat man nur die ganze an der Schale hängende Kultur emporzuheben, die betreffenden Stellen zu entfernen und das ganze in einen vorher frisch hergerichteten Zylinder zu übertragen. Bei dieser Gelegenheit können auch die aus den schlafenden Knospen treibenden Sprosse entfernt werden, damit dem Steckling durch sie nicht unnötig Reservematerial und Wasser entzogen wird.

Die in der besprochenen Weise behandelten und in normaler Lage aufgehängten Stecklinge zeigten während der Sommermonate



a *b*

Fig. 12. *a* = apikaler Callus, *b* = basaler Callus eines im dampfges. Raum hängenden Stecklinges v. *Populus nigra*, nach 4-wöchentl. Kultur. (Phot. natürl. Größe.)

ungefähr nach 4 Tagen den Beginn der Callusbildung an beiden Schnittflächen. In den ersten Tagen geht das Wachstum ziemlich regelmäßig vor sich, ohne daß bemerkenswerte Unterschiede zwischen den beiden Schnittflächen sichtbar werden. Erst ungefähr 8 bis 10 Tage nach Beginn des Versuches treten solche in Erscheinung. Denn während der basale Callus regelmäßig weiterwächst, bleiben größere oder kleinere Partien des apikalen Callus im Wachstum zurück, wogegen wieder andere Partien desselben schneller wachsen. Es resultiert daher vielfach ein vollkommen unregelmäßiges Gebilde, das in der Regel auf den ersten Blick schon von dem gleichmäßig gewachsenen Basalcallus zu unterscheiden ist. Infolge der geschilderten Vorgänge sind auch die Größenverhältnisse der apikalen Calli sehr verschieden. Nur wenige

haben 14 Tage nach Beginn des Versuches die Größe der Basalcalli erreicht, welche jetzt bei der früher angegebenen Stärke des Stecklings meist eine Höhe von 3 mm aufweisen. Die meisten apikalen Calli sind aber zu dieser Zeit kleiner, oft nur 1—2 mm hoch.

Um diesen Zeitpunkt herum beginnt der apikale Callus mit der Produktion von Sproßanlagen. Meist innerhalb weniger Tage erscheinen sowohl an den stärker, wie auch an den schwächer gewachsenen Partien des Callus in großer Anzahl Sproßanlagen, welche schnell auswachsen und bald den ganzen Callus bedecken. Gleichzeitig beginnen auch die bisher im Wachstum zurückgebliebenen Partien des Callus weiter zu wachsen und zwar oft so kräftig, daß eine Anzahl der jungen Anlagen von ihm überwachsen wird und dann bei späterer Untersuchung oft mitten im Callus eingebettet liegt. Einen solchen apikalen Callus zeigt die vorstehende Photographie, welche deutlich die gedrängt stehenden Sproßanlagen erkennen läßt, zwischen denen sich weiße Callushügel erheben. Der daneben abgebildete regelmäßigere Callus *(b)* entstammt dem Basalpol des gleichen Stecklings und weist keine Organbildung auf.

Inzwischen ist nun vielfach auch am Basalcallus eine geringe Reproduktionstätigkeit eingetreten. Es haben sich 1, 2 oder 3 Wurzeln gebildet, welche meist aus den äußeren gebogenen Partien des Callus hervorgesproßt sind. Doch tritt diese Wurzelbildung lange nicht so regelmäßig wie die Sproßbildung auf. Es kommt oft vor, daß in einem Kulturglas sämtliche Stecklinge je 2—3 Wurzeln entwickelt haben, während die von demselben Material abstammenden Stecklinge eines daneben stehenden Kulturglases keine oder nur vereinzelte Wurzeln aufweisen. Auch die basalen Calli wachsen, gleichgültig ob Wurzelbildung eingetreten ist oder nicht, weiter, doch nun oft langsamer wie die apikalen Calli, so daß die letzteren die ersteren nach 5—6 Wochen oft an Größe übertreffen. Doch bleibt bis zum Absterben die regelmäßige Form der basalen Calli erhalten, vorausgesetzt, daß nicht neue Sprossungs- und Reproduktionsvorgänge an ihnen auftreten. Diese letzteren Erscheinungen werden uns bei der Schilderung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge im Callus näher beschäftigen. Zu erwähnen ist aber schon hier, daß an älteren, 6—8 Wochen alten Stecklingen, deren apikaler Callus bereits Sprosse trägt, gelegentlich am Basalcallus kleine neue Calluswucherungen mit Sproßbildung auftreten und zwar bei ca. 10—20% der Stecklinge.

Ein in dieser Beziehung besonders eigenartiges Verhalten zeigten die Stecklinge eines einzelnen Versuches, welcher im Juni 1906 angestellt wurde. Es entwickelten sich in diesem Falle die Calli beider Pole des Stecklings in der angegebenen Weise; doch war schon nach 16 Tagen der apikale Callus von 2 Stecklingen merklich stärker wie die dazu gehörigen basalen Calli, ohne daß an irgend einem der ersteren Sproßbildung eingetreten wäre. Dafür produzierten nach 4—5 Wochen 3 der bisher regelmäßig gewachsenen Basalcalli eine große Anzahl Sproßanlagen. Auch als nach siebenwöchentlicher Versuchsdauer die Calli untersucht wurden, war an den apikalen Calli selbst mikroskopisch nicht die geringste Spur von Sproßanlagen aufzufinden. Dies Versuchsresultat blieb jedoch vereinzelt; weitere in den Wintermonaten angestellte Versuche zeigten, abgesehen von einer kleinen Verzögerung im Beginn der Callusbildung, stets das gleiche Resultat wie der zuerst beschriebene Versuch.

Auch Stecklinge von *Populus canadensis*, welche sich durch schwächere Callusbildung auszeichnen, verhielten sich ähnlich. Während die apikalen Pole, soweit sie überhaupt einen geringen Callus bildeten, reichlich Sprosse produzierten, blieb der Basalcallus, welcher die doppelte Größe des ersteren aufwies, stets ohne Organbildung. Der in diesem Falle sehr regelmäßige Wulst des Basalcallus zeigte niemals Sproß-, aber auch selten Wurzelanlagen.

Schließlich mögen die Resultate eines weiteren Versuches hier Platz finden, der ebenfalls darauf hinzielte, die Callusbildung an beiden Polen des Stecklings zu ermöglichen. Er wurde zuerst in der Absicht unternommen, den Stecklingen dauernd eine ausgiebige Wassermenge zuzuführen, da ich annahm, daß die vorher beschriebene, unregelmäßige Callusentwicklung am apikalen Pole der im Kulturglase aufgehängten Stecklinge auf ungenügende Wasserversorgung zurückzuführen sei. Nachdem sich aber herausgestellt hatte, daß dies nicht der Fall ist, wurde die zu schildernde Versuchsanstellung zur Beantwortung einiger Fragen verwertet, welche sich auf die Wirkung geringerer Luftfeuchtigkeit auf die Callusbildung beziehen und daher erst in das nächste Kapitel gehören, welches sich mit diesen Fragen beschäftigt. Doch soll ein sehr charakteristisches Resultat bereits hier genannt werden, da es neues Licht auf die Polaritätsverhältnisse bei der Callusbildung am Steckling wirft und vor allem zeigt, eine wie geringe Änderung der äußeren Bedingungen genügt, um eine vollkommene Verschiebung der Mengenverteilung des Callus an beiden Polen hervorzurufen.

Die Versuchsanordnung bestand darin, daß den Stecklingen das Wasser durch zwei in der Mitte angebrachte seitliche Einschnitte zugeführt wurde, während die übrigen Teile des Stecklings sich in Luft befanden[1]). Um eine größere Menge von Stecklingen gleichzeitig beobachten zu können, wurde eine flache, oben offene Trommel aus Zinkblech konstruiert, deren Boden aus Kork bestand, welcher mit einer Reihe von Löchern versehen war. In diese wurden die Stecklinge in aufrechter Stellung bis zur Mitte eingelassen, dann die noch vorhandenen Zwischenräume mit Watte verstopft und das Innere der Trommel mit Kakaobutter ausgegossen. Hierauf wurde die Trommel auf ein Stativ gesetzt und ca. 4 cm hoch mit Wasser angefüllt, wie dies aus Fig. 13 ersichtlich ist. Auf diese Weise konnte von den Stecklingen dauernd Wasser aufgenommen werden. Während der ersten 3 bis 4 Tage, solange die angeschnittenen Gefäße an der unteren Wundfläche noch nicht durch Thyllenbildung geschlossen waren, tropfte das Wasser dauernd von den Stecklingen herab, so daß es mehrmals nachgefüllt werden mußte. Übrigens wurden nach einiger Zeit vom Stecklinge innerhalb des Wassers Wurzeln erzeugt, welche schnell weiter wuchsen und dann ihrerseits an der Wasserversorgung teilnahmen.

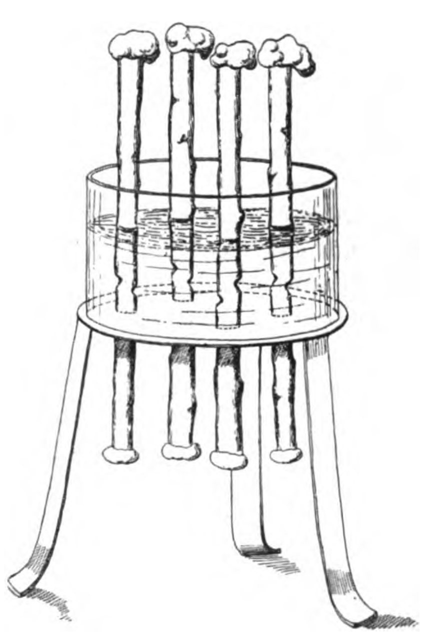


Fig. 13. Apparat f. d. Kultur v. Stecklingen mit zweiseitiger Callusentwicklung. (¹/₄ natürl. Größe.)

Von mehreren Versuchen führe ich nur einen an, welcher im Februar 1907 begonnen wurde. Der Apparat war in dem bei früherer Gelegenheit beschriebenen verdunkelten Kulturkasten aufgestellt, der sich im hiesigen Wärmezimmer befindet. Die in diesem Kasten herrschende Temperatur betrug 25° C., die Luftfeuchtigkeit durch-

1) Ein durch diese Verwundung bedingter Übelstand wird später (S. 417) erörtert werden.

schnittlich 90—94 % (nicht 80 % wie früher [1904, S. 25] fälschlich angegeben wurde). Um zu vermeiden, daß die ca. 10 cm vom Boden entfernten unteren Pole der Stecklinge infolge der steten Verdunstung des feuchten Sandbodens sich in feuchterer Atmosphäre wie die oberen Pole befänden, wurde der Boden an der betr. Stelle mit einer Glasplatte überdeckt, die bei der täglichen Revision abgetrocknet wurde.

Die Ergebnisse dieses Versuches, bei welchem 9 Stecklinge von *Populus nigra* zur Beobachtung kamen, waren nun noch eindeutiger wie die früher beschriebenen. Schon der Beginn der Callusentwicklung trat am Apikalpol einen Tag früher ein, wie am Basalpol. Dann ging in den nächsten Tagen die Callusbildung an beiden Polen annähernd gleichmäßig weiter, überwog aber in der Folgezeit am apikalen Pol derartig, daß bereits 20 Tage nach Beginn des Versuches der apikale Callus dreimal so stark wie der Basalcallus war. Die Organbildung an dem apikalen Pol trat langsamer wie bei den früheren Versuchen ein. Ein Callus zeigte nach 28 Tagen Anlagen, zwei weitere folgten nach 34 Tagen, andere schlossen sich an, so daß nach 44 tägiger Versuchsdauer unter 9 Calli 6 Sprosse besaßen. Die Dimensionen der apikalen Calli betrugen in der Höhe ca. 15 mm, in der Breite 20—25 mm. Dagegen betrug die Höhe der basalen Calli nur 5 mm bei einer Breite von ca. 15 mm, ihre Form war wieder vollkommen regelmäßig. Drei von ihnen hatten je eine Wurzel gebildet.

In ähnlicher Weise wie der beschriebene fielen im Sommer angestellte Versuche mit Stecklingen von *Populus nigra* wie *canadensis* aus. Trotz der früher beobachteten etwas schwächeren Tendenz dieser letzteren zur Produktion größerer Callusmengen hatten sich die betr. apikalen Calli kräftig entwickelt und dabei sämtlich Sprosse gebildet, während die basalen Calli, von denen zwei Wurzeln besaßen, nur ca 2 mm hoch wurden.

Aus diesen Versuchen geht jedenfalls klar hervor, daß die Massenverteilung des Callus an beiden Polen des Stecklings nicht unter allen Bedingungen die gleiche zu sein braucht, wie dies für die im dampfgesättigten Raum aufgehängten Stecklinge beschrieben wurde, sondern daß äußere Verhältnisse, wie der Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft, hier stark verändernd einwirken und sogar eine völlige Verschiebung des früher angegebenen Verhaltens veranlassen können.

Schließlich gestattet noch die Ringelungsmethode, welche bereits eingangs erwähnt wurde, bei direkter Wasserzuführung die

Callusbildung an zwei entgegengesetzten Polen gleichzeitig zu beobachten. Durch sie ist es möglich, ein längeres Sproßstück in eine Reihe von Einheiten zu zerlegen, von denen jede einen apikalen und basalen Pol besitzt, wie dies von Vöchting ausgeführt wurde (1878, S. 34 ff.). Wenn bei dieser Gelegenheit nur der Rindenring mit dem Cambium vorsichtig entfernt wird, so leidet die Wasserversorgung der einzelnen Abschnitte des mit der Basis in Wasser eintauchenden Sprosses nicht im geringsten unter dieser Manipulation. Es können dann sogar längere Zweige, welche mehrmals geringelt sind, 4—6 Wochen hindurch im Kulturkasten gehalten und die Callusbildung an beiden Rändern der Ringelwunde verfolgt werden.

Da derartige Versuche für die Entwicklung des Callus sehr instruktiv sind, mag hier wenigstens ein solcher geschildert werden. Bei diesem kamen zwei Zweige von *Populus nigra* zur Verwendung, von denen der eine dreimal, der andere viermal geringelt war. Eine Woche nach Beginn des Versuches zeigten sämtliche Wundränder Callusbildung; auch waren bereits Unterschiede zugunsten der basalen Ränder vorhanden, doch traten diese an den basalwärts befindlichen Teilstücken stärker hervor wie bei den mehr apikal gelegenen. Nach einer weiteren Woche jedoch waren die Größenunterschiede zwischen den basalen und apikalen Calli kaum größer geworden; sie verwischten sich sogar nach der Spitze des Stecklings zu merklich. Wieder zeichneten sich aber die basalen Calli durch ihre regelmäßigen Wülste vor den apikalen aus. Wenige Tage darauf begann die Sproßbildung an den letzteren. Sie setzte an der untersten Ringelunge in, einige Tage später folgte die zweite, und so ging es weiter in Abständen von mehreren Tagen bis zur Spitze. Die Basalränder waren bis auf einen frei von Sproßbildung.

Wiederum war also auch bei dieser Art der Versuchsanstellung der Größenunterschied zwischen basalem und apikalem Callus nicht so auffallend und verwischte sich sogar bei den oberen Zweigabschnitten. Auch ist es nicht unwahrscheinlich, daß dieser Versuch bei längerer Lebensdauer der Zweige mit einer Förderung des apikalen Callus, wie bei den erstgenannten Versuchen, geendet hätte.

b) Rückblick.

Übersehen wir nun die Versuche, die uns Aufschluß geben sollten über die Unterschiede in der Callusbildung an den beiden entgegengesetzten Schnittflächen derjenigen Stecklinge, welche sich entweder in ihrer ganzen Ausdehnung oder doch wenigstens mit

den beiden Enden unter gleichmäßigen Bedingungen befanden, so müssen wir von vornherein zugeben, daß vollkommen eindeutige Resultate nicht zu erzielen waren. Was einmal die Größenverhältnisse der Calli beider Pole anbetrifft, so waren sie nicht während der ganzen Entwicklung konstant; denn es traten im Verlaufe derselben Verschiebungen auf, die das bei Beginn der Callusentwicklung sich darbietende Bild oft vollkommen änderten. So war denn vielfach bei den im dampfgesättigten Raum aufgehängten Stecklingen, welche zwar zu Beginn der Entwicklung stets eine kräftigere Callusproduktion an der basalen Schnittfläche zeigten, zu bemerken, daß nach einiger Zeit der apikale Callus wenigstens bei *Populus nigra* eine verstärkte Wachstumstätigkeit entwickelte und auf diese Weise bei Beendigung des Versuches häufig, aber nicht immer den basalen Callus an Größe überholt hatte. Auch bei den geringelten Sproßstücken verschwand zumeist, wenn auch nicht stets während des Verlaufs der Entwicklung die zu Anfang bemerkbare Bevorzugung der basalen Ränder der Ringelung in der Callusproduktion gegenüber den apikalen.

Wir können demnach die Beobachtungen Tittmanns (a. a. O.), welche besagen, daß, wenn die beiden Schnittflächen eines Stecklings gleichen Bedingungen unterworfen sind, „sie beide gleichzeitig einen kräftigen in der Größe nicht verschiedenen Callus produzieren“, nicht bestätigen. Doch dürfen wir uns auch nicht schlechtweg Küsters Angabe (a. a. O.), daß bei Pappelstecklingen die basalen Pole zu einer reichlicheren Callusbildung befähigt sind wie die apikalen, anschließen. Vielmehr müssen wir diese letztere dahin einschränken, daß dies im dampfgesättigten Raum zwar im Anfang der Entwicklung stets der Fall ist, daß aber dieser Entwicklungsgang bei *Populus nigra* später oft zugunsten des apikalen Callus verändert wird. Wurden jedoch die Stecklinge nicht im dampfgesättigten Kulturraum gehalten, und dies durfte, ohne die Callusbildung ungünstig zu beeinflussen, bei seitlicher direkter Wasserzuführung der Fall sein, so war das Wachstum des apikalen Callus schon fast von vornherein kräftiger, und die Differenzen verschoben sich im Laufe der Entwicklung immer mehr zu seinem Vorteil. Hier treffen also die Worte Küsters überhaupt nicht zu, sondern es findet direkt das Gegenteil statt.

Neben der Wahrnehmung, daß andere Feuchtigkeitsverhältnisse der umgebenden Luft das Wachstum des Callus spezifisch beeinflussen und zwar die beiden entgegengesetzten Pole, wie dies aus

dem zuletzt zitierten Versuch zu entnehmen ist, zuweilen auch in verschiedener Weise, zeigen uns aber eben diese Versuche umso deutlicher, daß bezüglich der Massenproduktion des Callus keine unter allen Bedingungen gleichmäßig wiederkehrenden Verschiedenheiten zwischen beiden Polen vorhanden sind. Der apikale wie basale Callus verhält sich vielmehr unter verschiedenen Bedingungen auch ganz verschieden, allerdings stets in spezifischer Weise, wie wir dies später kennen lernen werden.

Aber auch bezüglich der Organbildung an den beiden entgegengesetzten Polen des Stecklings haben unsere Versuche gezeigt, daß hier keine stets konstanten Unterschiede vorkommen. Zwar ist am apikalen Callus die Tendenz zur Sproßbildung, am basalen Callus vorwiegend eine solche zur Wurzelbildung vorhanden, doch trat in einigen Fällen auch am basalen Callus Sproßbildung auf, während der apikale Callus allerdings niemals Wurzelbildung zeigte. Es bestehen demnach bezüglich der Organbildung am Basalcallus die Beobachtungen Tittmanns (1894, S. 173) auch gelegentlich für den Fall, wo die Calli beider Stecklingspole sich unter allseitig gleichmäßigen Außenbedingungen ungestört entwickeln, wo also keine durch die Unterdrückung des einen Callus ausgelöste Korrelationen in Frage kommen. Wir müssen demnach zugeben, daß auch in der Verteilung der Sproßbildung am Callus der beiden Stecklingspole zwar meist aber nicht immer eine Polarität zum Ausdruck kommt, während das Bestehen einer solchen bezüglich der Wurzelproduktion sich stets einwandfrei nachweisen läßt.

II. Die Polaritätserscheinungen in der anatomischen Struktur des Cambialcallus.

Schon bei der Darstellung der vorhergehenden Versuche wurde auf die Form der Calli beider Sproßpole hingewiesen. Es wurde hervorgehoben, daß der basale Callus sich in der Regel durch auffallend gleichmäßige Gestalt von dem in den einzelnen Partien meist unregelmäßig wachsenden apikalen Callus unterscheidet. Diese äußere Form des Callus steht nun im engsten Zusammenhang mit der inneren Differenzierung, und es bietet deswegen die Betrachtung der anatomischen Struktur gleichzeitig eine Handhabe für das Verständnis der ersteren. Im folgenden wird es daher unsere Aufgabe sein, die histologische Entwicklung des Callus zu verfolgen und die Unterschiede in seiner Ausdifferenzierung an beiden Stecklingspolen festzustellen.

In der im ersten Kapitel gegebenen Übersicht über die Differenzierungsmöglichkeiten des Cambialcallus war ausgeführt worden, daß sich die verschiedenen Wachstumsvorgänge, aus denen die gesamte Callusbildung besteht, in der Hauptsache in zwei Gruppen einteilen lassen. Die erste dieser Gruppen umfaßt zunächst die Bildung der parenchymatischen Calluszellen, dann aber auch die Entstehung jener Zellarten, welche auf direktem Wege ohne Vermittlung eines Meristems aus den Calluszellen hervorgehen (Tracheiden resp. Tracheen und sklerenchymatische Zellen) sowie der exogen entstehenden Sproßanlagen. Sie ist auch als erste Phase der Callusbildung überhaupt aufzufassen, denn ihr Vorhandensein bietet erst die Möglichkeit für das Auftreten der zur zweiten Gruppe gehörigen, durch Vermittlung von Folgemeristemen eingeleiteten Bildungsprozesse. Da die Differenzierungstätigkeit dieser zweiten Phase vorwiegend in der Produktion von Holzteilen besteht, so bezeichnen wir sie als diejenige der Wundholzbildung; ihren Höhepunkt erreicht sie in der Bildung eines das Cambium verlängernden Meristemes, welches einen umfangreichen Holzteil, das eigentliche Wundholz, erzeugt (S. 367). Aus diesem letzteren gehen dann auch die Wurzeln hervor. Obwohl beide Hauptphasen während der Entwicklung des Callus oft zeitlich nebeneinander herlaufen und ihre Einzelvorgänge ineinandergreifen, so gestattet diese Einteilung doch, diese letzteren nach ihrem eigentlichen Charakter zu sondern.

Untersucht man nun die Verteilung dieser Wachstumvorgänge im Callus der Pappelstecklinge, so bemerkt man in dieser Hinsicht eine auffallende Verschiedenheiten zwischen den beiden entgegengesetzten Sproßpolen. Und zwar besteht diese Verschiedenheit darin, daß an dem apikalen Pole die Wachstumsvorgänge der ersten Phase vorherrschend sind, während am basalen Pol die Wundholzbildung überwiegt. Um dies verstehen zu können, müssen wir die Entwicklung der Calli an den früher beschriebenen, unter allseitig gleichmäßigen Bedingungen kultivierten Stecklingen in kurzen Abständen betrachten.

Beginnen wir mit der Untersuchung eines jungen apikalen Callus, welcher ein Alter von ungefähr 14 Tagen besitzt und sich äußerlich meist als unregelmäßige Gewebemasse präsentiert, so tritt uns auf Längsschnitten ein parenchymatisches Gewebe entgegen, das sich fächerförmig vom Cambium her ausbreitet. Von besonderen Differenzierungen fallen im Callus vorläufig nur Tracheiden auf, die einzeln oder in kleinen Gruppen durch den Callus hindurch zu-

sammenhanglos verteilt sind. Alle diese Zellen sind, wie man an den einzelnen Entwicklungsstadien feststellen kann, direkt aus den parenchymatischen Calluszellen hervorgegangen. Diesen ersten Ausdifferenzierungen folgen sehr bald weitere, nämlich die exogen aus den peripheren Callusschichten entstehenden Sproßanlagen, von deren Basis aus sich nun in der früher beschriebenen Weise Gefäßbahnen bilden (vgl. S. 265).

Ungefähr zur gleichen Zeit beginnt ein vom Cambium ausgehender meristematischer Zellzug im Callus bemerkbar zu werden, welcher allmählich einen langgestreckten schmalen Strang von Gefäßen liefert. Mit dieser Meristembildung nimmt im apikalen Callus die zweite Phase der Wachstumsprozesse ihren Anfang, welche aber nur langsam um sich greift und weit hinter den Vorgängen der ersten Phase zurückbleibt. Nur sehr langsam dringt der Gefäßstrang weiter vor und verzweigt sich oft mehrmals (Fig. 14)[1]; doch bestehen diese Verzweigungen im Anfang häufig nur aus Tracheiden resp. Tracheensträngen, welche auf direktem Wege aus dem Callus entstanden sind. Diese bilden auch zuerst meist die Kommunikation mit den von den Anlagen ausgehenden Gefäßsträngen sowie mit einzelnen der isoliert liegenden Tracheidengruppen. Allmählich entstehen dann längs dieser primären Gefäßbahnen Meristeme, welche den Zuwachs von normalen Tracheen liefern. In gleicher Weise beginnen sich an den zerstreut liegenden Tracheidenkomplexen Meristeme zu bilden, welche den weiteren Zuwachs vermitteln und teilweise eine Verbindung mit den benachbarten Gruppen herstellen. Doch nehmen im jungen apikalen Callus alle diese mittels Meristembildung erfolgenden Wachstumvorgänge einen sehr geringen Raum ein, und die eigentliche Callusbildung bleibt die vorherrschende.

Ein anderes Aussehen zeigt dagegen der basale Callus. Schon äußerlich fällt seine regelmäßige Gestalt, wie schon mehrfach erwähnt, gegenüber dem unregelmäßiger gewachsenen apikalen Callus

---

1) Die folgenden Figuren sind, sofern sie nicht als photographische Aufnahmen bezeichnet sind, bei schwacher Vergrößerung mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen und bei der Reproduktion noch entsprechend verkleinert worden. Da es sich nur um Übersichtsbilder handelt, auf welchen die Lage und Verteilung der einzelnen Gewebe und Organe sowie ihre Größenverhältnisse veranschaulicht werden sollten, so ist von einer detaillierteren Ausführung der einzelnen Gewebe Abstand genommen und ihre Struktur nur halb schematisch angedeutet worden. Dagegen ist genau der Umfang der einzelnen Gewebekomplexe eingezeichnet, so z. B. derjenige sämtlicher Sklereidengruppen, Holzteile, größerer Tracheengruppen, Gefäßstränge und Organanlagen. Nur sehr kleine Gruppen dieser Gewebearten konnten infolge der schwachen Vergrößerung nicht wiedergegeben werden.

auf. Als fast gleichmäßig hoher wie breiter Wulst zieht er sich um den Rand der Schnittfläche (vgl. Fig. 12*b*), und im Einklang hiermit steht seine anatomische Beschaffenheit. Auch hier breiten sich die entstehenden Callusmassen fächerförmig aus, aber fast vollkommen gleichmäßig nach allen Richtungen. Schon am sehr jungen, kaum 7 Tage alten Basalcallus fällt das Erscheinen eines Meristems auf, welches vom Cambium des Stecklings her in den Callus vordringt, sich aber von dem für den apikalen Callus beschriebenen bezüglich seiner Zellproduktion wesentlich unterscheidet. Es hält

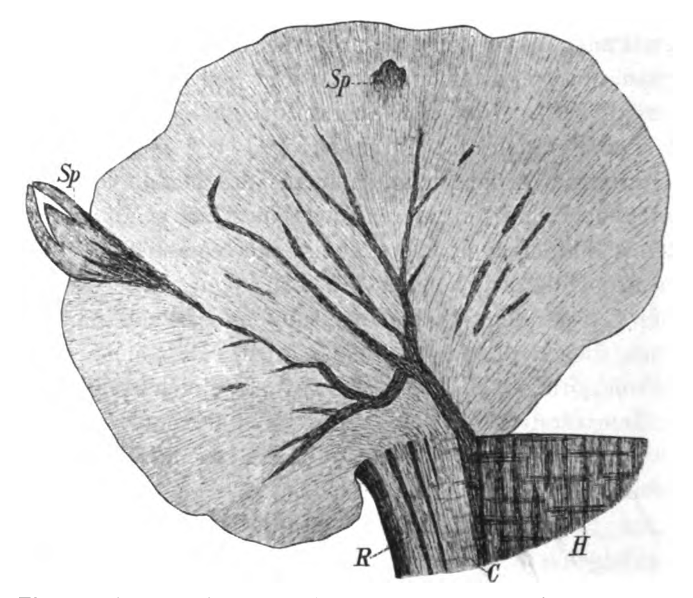


Fig. 14. Längsschnitt durch einen besonders regelmäßig gewachsenen apikalen Callus, bei ca. 90 % Luftfeuchtigkeit kultiviert nach 21-tägiger Entwicklung *(Pop. nigra)*. 10 mal vergr.
H = Holz, *R* = Rinde, *C* = Cambium d. Stecklings, *Sp* = Sproßanlagen.

zuerst die gleiche Richtung wie das Cambium ein oder ist etwas schräg nach außen gerichtet, biegt aber dann nach dem Zentrum der Schnittfläche hin über und erhält so die Form einer Öse. Hierbei legt sich dieses Callusmeristem meist an die vereinzelt auf direktem Wege aus dem Callus entstandenen, über der Wundfläche des alten Holzes liegenden Tracheidengruppen an. Dann beginnt es bald, erst langsam, dann schneller, auf seiner Innenseite mit der Erzeugung der verschiedenen Elemente des Holzkörpers, welche

vorerst noch kurz und anormal sind, wie dies meist im Wundholz der Fall ist. Auf der Außenseite dieses Meristems entstehen gleichzeitig, allerdings meist nur vereinzelt, Wurzelanlagen, welche schnell auswachsen. Die Tätigkeit dieses neuen Meristems, welches in der Folge auch Phloem produziert, entspricht also direkt der des Cambiums, als dessen Fortsetzung im Callus wir es demnach ansehen dürfen.

Einen Längsschnitt durch einen allerdings unter etwas anderen Bedingungen erwachsenen Basalcallus, welcher vier Wochen alt ist, zeigt die Fig. 15. Der neugebildete Holzteil, an dessen Außenseite sich das Meristem befindet, hat die typische, nach innen über-

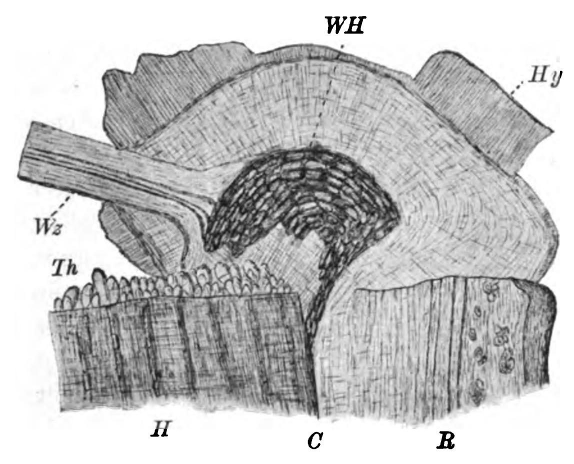


Fig. 15. Basaler Callus. 28 Tage alt, kultiv. bei 100% Luftfeuchtigkeit. *(Pop. nigra)*.
WH = Wundholz, *Wz* = Wurzel, *Hy* = hyperhydrische Gewebe, *Th* = Thyllenwucherung. 15 mal vergr.

gebogene sichelförmige Gestalt und zeigt nahe seiner Spitze eine jugendliche Wurzel. Zwischen ihm und dem Holzteil des Stecklings befindet sich ein parenchymatisches Gewebe, welches zum Teil aus einer Thyllenwucherung, zum Teil aus Cambialcallus besteht.

Nun ist aber die Form dieses Callusmeristems und dementsprechend auch die des von ihm gebildeten Holzteils nicht immer eine so typische. Häufig läuft das Meristem in weitem, nach außen gerichten Bogen nahe der Peripherie des Callus entlang, und der von ihm erzeugte Holzteil ist dann weniger kompakt. Es kann sich aber auch teilen und zwei parallel laufende Meristeme und ent-

sprechende Holzkörper ergeben. Doch ist stets am Basalcallus dieses fortlaufende einheitliche Meristem vorhanden, das in regelmäßiger Anordnung echtes Wundholz erzeugt, und hierin liegt auch der Unterschied gegenüber dem apikalen Callus, dessen Meristeme nur regellos verteilte Gefäßstränge und Gruppen hervorbringen. Es soll dabei nicht verkannt werden, daß gelegentlich eine Unterscheidung nicht leicht ist, wenn z. B. infolge von allerhand partiellen Wachstumsvorgängen, welche sich im Laufe der Zeit einzustellen pflegen, die frühere Anordnung stark alteriert ist. Bei genauerer Untersuchung jedoch wird das angeführte Merkmal stets für eine Unterscheidung genügen.

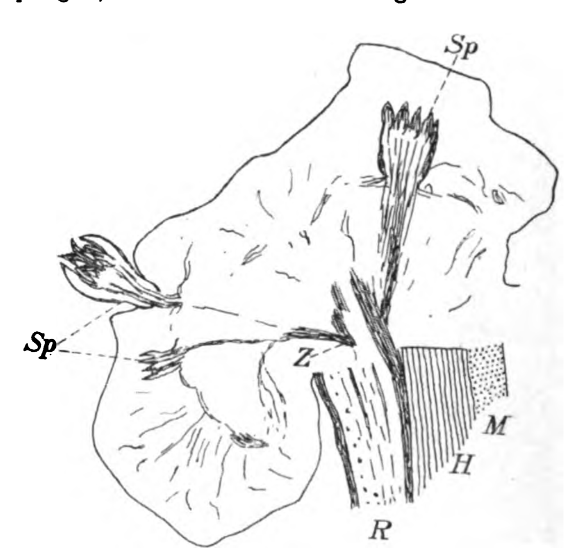


Fig. 16[1]). Apikaler Callus *(Pop. nigra)* nach 30-tägiger Entwicklung bei 95% Luftfeuchtigkeit mit z. T. exogen, z. T. endogen entstand. Gruppen von Sproßanlagen *(Sp.)*. *Z* = starker Ast des Hauptgefäßstranges. 10 mal vergr.

Besonders am älteren unter den angegebenen Bedingungen erwachsenen Callus treten die besprochenen Differenzen zwischen den beiden entgegengesetzten Polen nicht immer in so ausgeprägter Form hervor. Der apikale Callus ist dann kräftiger wie der Basalcallus entwickelt, vielfach bizarr geformt und von Sprossen bedeckt. Er ist durchzogen von normalen Gefäßbündeln, welche den Zusammenhang der Sprosse mit dem vom Cambium ausgehenden, jetzt relativ starken Gefäßstrang vermitteln. Im Anschluß an die im Callus zerstreut liegenden Tracheidengruppen haben sich durch die Tätigkeit der schon erwähnten Meristeme kleine Holzteile gebildet, welche in der Nähe der ausgewachsenen Sprosse oft besonders

1) Diese, wie die Figuren 18, 20 und 22, wurden mit dem Zeißschen Zeichenapparat für schwache Vergrößerungen (nach Berger) entworfen. Infolge der sehr schwachen Vergrößerung konnte die Lage und Stärke der Gefäßstränge und Holzteile im Callus nur durch Linien angedeutet werden.

kräftig ausgebildet sind. Hierdurch kann es vorkommen, daß, wenn die Sprosse in größerer Anzahl über die Peripherie des Callus verteilt sind, dort größere zusammenhängende Holzteile gebildet werden. Dann ergibt sich gelegentlich ein ähnliches Aussehen, wie dies der basale Callus in später zu schildernden Fällen bietet. Figur 16 zeigt einen Längsschnitt durch einen solchen apikalen Callus, bei dem sich am Fuße der Sproßanlagen schmale plattenförmige Holzkörper gebildet haben. Diese verlaufen in einer zusammenhängenden Linie und setzen schließlich an einen stärkeren Zweig (*Z*) des Hauptgefäßstranges an; doch deuten die vielen schmalen nach der Peripherie hin ausstrahlenden Gefäßstränge darauf hin, daß wir es mit einem apikalen Callus zu tun haben, was übrigens auch aus einem Vergleich mit dem auf Fig. 18 abgebildeten Basalcallus hervorgeht.

Bei dem weiteren Wachstum des Basalcallus können zwei Fälle der Entwicklung eintreten. Der bei weitem häufigste entspricht dem für den jugendlichen Callus beschriebenen Zustande. Der vom Callusmeristem produzierte Wundholzkörper hat sich bedeutend vergrößert und seine Elemente haben sich mehr der normalen Form genähert. Die äußeren parenchymatischen Calluspartien sind entsprechend mitgewachsen, ohne ihre regelmäßige Form einzubüßen.

Außer dieser Art der Weiterentwicklung des Basalcallus, bei welcher die Wundholzbildung die vorherrschende ist, treffen wir aber unter den älteren, etwas unregelmäßiger gewachsenen Basalcalli noch eine andere Entwicklungsart an. Auf dem regelmäßigen Calluswulst erheben sich in geringerem oder stärkerem Maße neue Gewebehügel, welche eine Annäherung der äußeren Wuchsform des Basalcallus an die des apikalen Callus bewirken. Forschen wir nach den Ursachen dieser Gestaltung auf Schnitten, welche durch noch nicht zu alte derartige Gewebehügel geführt sind, so bemerken wir, daß von den regelmäßigen parenchymatischen peripheren Schichten des Callus Wucherungen ausgegangen sind, welche zuerst ebenfalls rein parenchymatischer Natur sind. Erst später pflegen in ihnen kleinere oder größere Gruppen von Holzelementen aufzutreten (Fig. 17). Den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen diese Wachstumsvorgänge am Basalcallus von *Populus nigra* in der Bildung von Sproßanlagen. Daß diese auch am Basalcallus auftreten können, war schon durch Tittmann (a. a. O.) bekannt geworden. Ihre Entstehung war aber noch insoweit unverständlich, als sie sich nicht recht mit den sonstigen Äußerungen der Polarität am Steckling in Einklang bringen ließ. Erst unsere Feststellung,

daß wir es hier mit neuen Wachstumsprozessen am Basalcallus zu tun haben, macht diese Tatsache verständlicher. Die Gründe für das Auftreten dieser sekundären Wachstumserscheinungen werden wir später näher kennen lernen (S. 414 ff.).

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen können noch weitere in den außerhalb des zuerst gebildeten Wundholzkörpers liegenden parenchymatischen Callusschichten vor sich gehen. Neue Meristeme

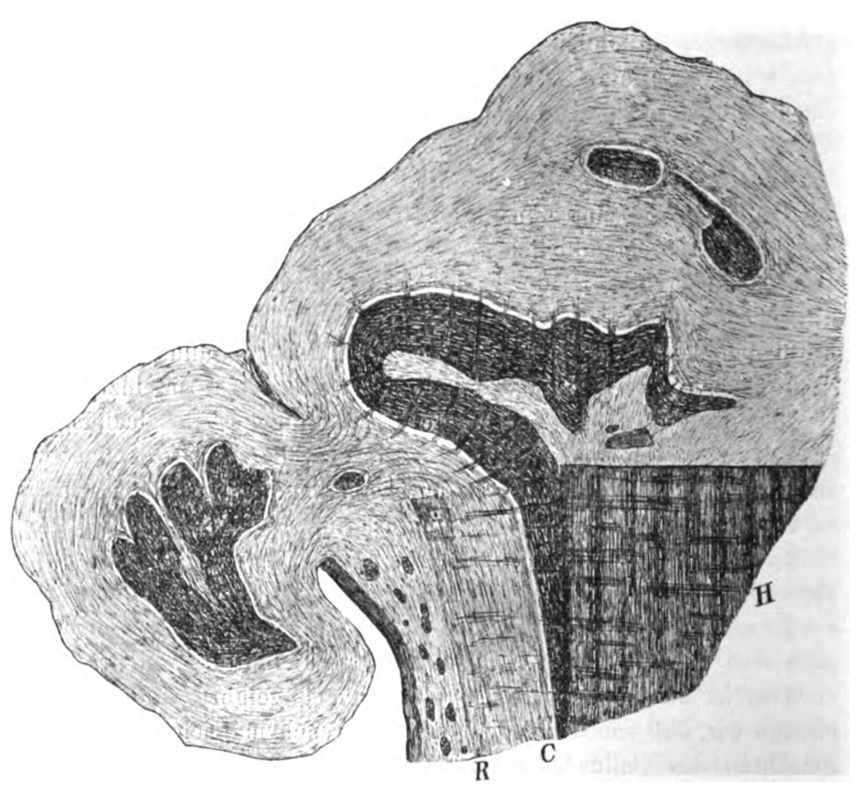


Fig. 17. Basaler Callus *(Pop. nigra)*, ca. 40 Tage im dampfges. Raum hängend kultiv. Wundholz typisch ausgebild. An der Peripherie eine große Wucherung mit starkem Holzkern im Innern. Weitere beginnende Holzbild. oberhalb des primären Wundholz. 13 mal vergr.

treten in ihnen auf, welche oft die gleiche Richtung wie das erste besitzen und parallel zu ihm neue Komplexe von Holzelementen ausscheiden, so daß im Callus mehrere Holzringe entstehen. Jedoch stellen sich diese zuletzt geschilderten Wachstumsvorgänge am Basalcallus der im dampfgesättigten Raume aufgehängten Stecklinge nur

selten ein und auch dann meist nur in höherem Alter. Sie treten jedoch niemals so stark auf, daß seine typische Struktur ganz verwischt wird.

Ein Rückblick auf die Tatsachen, welche über die anatomische Struktur des Cambialcallus ermittelt wurden, zeigt uns, daß in dieser wesentliche Unterschiede zwischen den beiden entgegengesetzten Stecklingspolen vorhanden sind. Sie bestehen in einem Überwiegen der Wachstumsvorgänge der ersten Phase (der eigentlichen Callusbildung) am apikalen Callus, derjenigen der zweiten Phase (Wundholzbildung) am Basalcallus. Während am Basalcallus sehr frühzeitig ein die Verlängerung des Cambiums bildendes Meristem im Callus auftritt und eine diesem entsprechende Tätigkeit entfaltet, beschränkt sich ein ähnliches im apikalen Callus erscheinendes Meristem lediglich auf die Produktion eines schwachen, mehrfach verzweigten Gefäßstranges, welcher im Laufe der Zeit mit den direkt entstandenen Tracheidengruppen wie -strängen und den Sproßanlagen in Verbindung tritt. Wenn auch bei zunehmendem Alter eine Abschwächung dieser Gegensätze in der Callusbildung beider Stecklingspole eintreten kann, welche beim Basalcallus von *Populus nigra* gelegentlich so weit geht, daß Sproßbildung auftritt, so sind die hierdurch bedingten Veränderungen — bei gleichzeitiger beiderseitiger Callusbildung — doch nie so bedeutend, daß die typische Struktur völlig verwischt wird.

III. Änderungen in der Entwicklung des Callus bei einseitiger Ausbildung am Steckling.

Der Betrachtung der Polaritätserscheinungen, welche sich bei gleichzeitiger Callusentwicklung an den beiden senkrecht zur Achse des Stecklings stehenden Schnittflächen in der Ausgestaltung dieses Gewebes einstellen, haben wir noch einen Ausblick auf den Effekt jener Wechselwirkungen anzuschließen, welche durch Unterdrückung der Callusbildung an einem Stecklingspol ausgelöst werden. Da eine Reihe von Faktoren die Callusbildung unterdrücken kann, so ist es unschwer, dieselbe auf einem Stecklingspole auszuschalten und im ganzen Umfange auf den anderen Stecklingspol zu konzentrieren.

Bereits Tittmann (1894, S. 181) wies darauf hin, daß schon bei Ungleichheit der äußeren Bedingungen an den beiden Schnittflächen des Stecklings die Callusbildung stets an derjenigen Schnitt-

fläche erfolgt, an welcher die für sie günstigsten Bedingungen herrschen, während an der anderen Schnittfläche die Callusbidung nahezu oder ganz unterdrückt wird. Dabei brauchen die an dieser waltenden Bedingungen nicht derartig zu sein, daß sie überhaupt eine Callusbildung ausschließen. Dies zeigen seine Versuche mit in Sand eingelassenen Stecklingen, welche am Luftpol Callus produzierten, während dessen Bildung im Sande ausblieb, obgleich die mit beiden Schnittflächen im Sande befindlichen Stecklinge beiderseits reichlich Callus entwickelten. Anderseits wird dann, wenn die Bedingungen für die Callusbildung an einer Schnittfläche schon sehr ungünstige sind, doch noch eine solche ermöglicht, wenn die Bedingungen an der anderen Schnittfläche eine Callusbildung überhaupt ausschließen. So gelang es Tittmann (1894, S. 184) auch an der im Wasser befindlichen Schnittfläche des Stecklings, an welcher nach ihm Callusbildung sonst nur in geringem Umfange auftritt, kräftige Callusbildung und Sproßproduktion hervorzurufen, wenn trockene Luft beides an der oberen Schnittfläche verhinderte.

Schon diese eine Tatsache ist geeignet, auf die große Bedeutung der Korrelationen bei der Callusbildung Licht zu werfen, und wir werden daher ihre Tragweite in der Folge näher zu prüfen haben. Da diese Korrelationserscheinungen aber erst bei Anwendung verschiedenartiger Außenbedingungen sichtbar werden, so ist es zweckmäßiger, ihre definitive Besprechung erst bei Untersuchung dieser einzuschalten. Hier haben wir vorläufig nur festzustellen, ob infolge der Unterdrückung des Callus an einem Pole des Stecklings die Ausgestaltung des am anderen Pole entstehenden Callus einen abweichenden Verlauf von derjenigen aufweist, welche früher für den betr. Pol bei beiderseitig gleichen Bedingungen beschrieben wurde. Gerade ein solcher Versuch, welcher zur Erkennung dieser Korrelationseffekte zunächst erforderlich war, wurde von Tittmann unterlassen. Seine Versuchsresultate stellen sämtlich Kombinationserfolge aus eben diesen Korrelationen und den Wirkungen der Schwerkraft oder anderer äußerer Faktoren dar und gestatten deshalb nicht, den Effekt dieser ersteren Korrelationen klar herauszuschälen (vgl. Abschnitt 3, I u. II).

Zu dem angedeuteten Zwecke wurde in meinen Versuchen die Callusbildung an der einen Schnittfläche durch Einstellen in Wasser unterdrückt, was gleichzeitig eine gute Wasserversorgung gewährleistet, während sich die andere unter gleichen Außenbedingungen wie der betr. Vergleichsversuch befand. Als solchen benutzte ich

einen Versuch, bei dem die Wasserversorgung der Stecklinge auf direktem Wege erfolgte (S. 401), was ja der Wasserversorgung bei einseitiger Callusentwicklung am besten entspricht. Während man die Stecklinge bei einer Beobachtung des Callus an der apikalen Schnittfläche nur aufrecht in mit Wasser gefüllte Gläschen einzustellen braucht, mußten diese Stecklinge bei Beobachtung des Callus am basalen Stecklingspole in die früher beschriebene, entsprechend höher gestellte Trommel von unten einige Zentimeter weit eingeführt werden. Nur so konnte sich auch der Basalcallus bei aufrechter Lage des Stecklings entwickeln, was früher nicht beachtet war (vgl. Küster 1904, S. 169 und diese Arbeit S. 394).

Ein schon früher erwähnter aber nicht zu beseitigender Übelstand der Versuchsanstellung liegt darin, daß in den ersten 3 Tagen das Wasser durch den Steckling hindurchläuft und von der Schnittfläche abtropft. Hierdurch wird die Callusbildung um 1—2 Tage verzögert. Dieser Fehler ist jedenfalls aber bedeutend geringer wie derjenige, der sich infolge der Inversstellung des Stecklings ergibt.

Die Versuchsserie, für welche Stecklinge von *Populus nigra* verwendet wurden, kam in den früher erwähnten Glaskasten, dessen Luftfeuchtigkeit zur Zeit 90—94% betrug. Der Kontrollversuch mit beiderseitiger Callusbildung zeitigte das gleiche Resultat, wie es S. 402 beschrieben wurde. Im Vergleich zu diesem war der Umfang der einseitig entwickelten apikalen Calli nur wenig verschieden; selten übertrafen diese die ersteren etwas an Größe, sondern hielten sich zumeist annähernd in den gleichen Grenzen. Auch bezüglich der Sproßproduktion wie der inneren Differenzierung bestanden keine nennenswerten Unterschiede.

In ähnlicher Weise verhielten sich die basalen Calli der in der Trommel befestigten Stecklinge hinsichtlich ihres Umfanges, welcher von denen des Kontrollversuches wenig abwich. Dagegen zeigten sich bezüglich der Organbildung bemerkenswerte Verschiedenheiten gegen den Kontrollversuch, von dessen Basalcalli 33% Wurzeln produziert hatten. Zu Beginn des Versuches bildeten von 9 Basalcalli 2 Wurzeln; dann begannen in der dritten Versuchswoche an den Basalcalli Sproßanlagen zu erscheinen, so daß bei Schluß des Versuches nach 33 Tagen von 9 Calli 7 derartige Anlagekomplexe produziert hatten. Dabei war die äußere Gestalt des Callus wenig verändert und wies noch die früher beschriebene regelmäßige Form auf (vgl. Fig. 21). Dagegen zeigte das anatomische Aussehen des Callus eine starke Abweichung von der als typisch für den Basal-

callus beschriebenen Struktur. Das als Verlängerung des Cambiums anzusehende Meristem bildete meist nicht direkt über der Wundfläche einen Holzteil, sondern wendete sich nach außen um und lief dicht unterhalb der Peripherie des Callus entlang, wo es eine breite Teilungszone bildete. Aus solchen Zonen entstammen auch vielfach die Sproßanlagen, welche meist in großer Menge dicht nebeneinander inseriert sind, also endogenen Ursprungs sind (vgl. Fig. 18). Daneben können die Sproßanlagen jedoch auch typisch exogen auf kleinen sekundär gebildeten Callushügeln entstehen. Auf der Innenseite des genannten Meristems werden schmale, oft nicht zusammenhängende Holzteile gebildet.

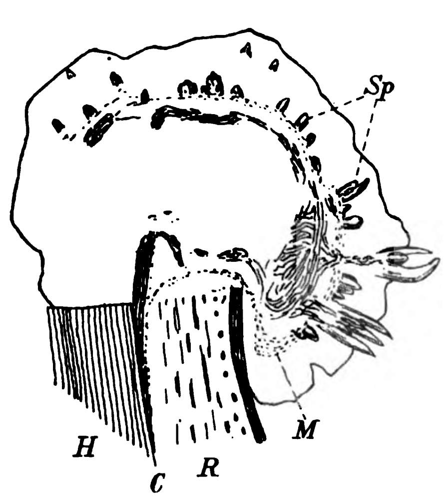


Fig. 18. Basaler Callus *(Pop. nigra)* nach ca. 30 tägiger Entwicklung bei aufrechter Stellung des Stecklings usw. (vgl. Text). Der locker zusammenhängende rel. schwache Holzteil verläuft nahe der Peripherie. Das dazugehörige am Cambium beginn. Meristem *M* (punktiert) hat große Mengen von Sproßanlagen erzeugt. 16 mal vergr.

Überhaupt ist es für diese Art der Callusbildung an der basalen Schnittfläche typisch, daß die Wundholzbildung trotz des Vorhandenseins von Meristemen einen relativ kleinen Raum einnimmt, während die eigentliche Callusbilduug an Ausdehnung gewinnt. Durch die Unterdrückung des apikalen Callus am Steckling ist in der Organisation des basalen Callus eine Verschiebung eingetreten, welche sich darin äußert, daß in ihm die erste Phase der Callusentwicklung in größerer Ausdehnung auftritt und ihren Höhepunkt in der Sproßbildung erreicht[1]). Damit hat dann der basale Callus häufig die Fähigkeit verloren, sowohl den typischen Holzteil wie Wurzeln zu produzieren. Nur selten sind am Basalcallus sämtliche Potenzen der beiden Calli gleichzeitig realisiert. In diesem

1) Im Gegensatz zu diesem Verhalten der Basalcalli von *Populus nigra* schreiten diejenigen von *Populus canadensis* unter den genannten Bedingungen nur sehr selten zur Sproßbildung und zeigen auch meist eine regelmäßigere Wundholzbildung. Dies weist darauf hin, daß die Struktur des letzteren Callus eine viel stabilere ist, wie diejenige des ersteren (vgl. auch Abschnitt 3, I und III).

Falle werden zuerst in Verbindung mit dem typischen Wundholz Wurzeln produziert und erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung bilden sich an der Peripherie neue Calluswucherungen, welche zur Bildung von Sproßherden führen. Dagegen nimmt der apikale Callus niemals die Eigenschaften des basalen Callus an, d. h. die Fähigkeit Wurzeln zu bilden (vgl. Tittmann 1894, S. 177).

Aus unseren vorher mitgeteilten Versuchen geht klar hervor, daß die Sproßbildung am basalen Callus lediglich infolge der Unterdrückung des Callus an der apikalen Schnittfläche ausgelöst wird. Da sich die Stecklinge überdies stets in aufrechter Lage befanden, ist demnach auch Tittmanns Annahme (1894, S. 174ff.), daß die inverse Angriffsweise der Schwerkraft den Basalcallus zur Sproßbildung veranlaßt, unrichtig; sie wird uns bei Besprechung der Schwerkraftwirkungen noch zu beschäftigen haben. — Diese von uns ermittelte Ursache für die Sproßbildung am Basalcallus macht es nun auch wahrscheinlich, daß ihr gelegentliches Vorkommen bei zweiseitiger Callusentwicklung auf ähnliche Gründe zurückzuführen ist. Es ist in diesem Falle anzunehmen, daß eine bei längerer Versuchsdauer zwischen den Calli beider Stecklingspole sich einstellende Störung der früheren Wechselbeziehungen, welche ja äußerlich nicht wahrnehmbar zu sein braucht, den gleichen Effekt zeitigen kann.

Wie schnell eine derartige Störung übrigens zur Sproßbildung am Basalcallus führen kann, läßt sich leicht experimentell zeigen. Unterbricht man an Stecklingen von *Populus nigra*, welche im feuchten Raum aufgehängt werden, durch Herausnehmen eines ca. $^1/_2$—1 cm breiten Rindenringes mit Cambium die für die Reizleitung in Betracht kommenden Gewebe und umgibt, um eine Regeneration zu verhüten, die Wunde mit einem festen Gipsverbande, so kann man bei einer Reihe von Stecklingen schon bald nach Erscheinen der Sprosse am apikalen Callus auch am basalen Callus Sproßbildung beobachten. So erzeugten bei einem Versuche die Hälfte der regelmäßig gewachsenen Basalcalli schon nach 3-wöchentlicher Kultur Sproßanlagen, während die apikalen Calli nur wenige Tage früher hiermit begonnen hatten. — Die gleiche Erscheinung, wenn auch in abgeschwächtem Maße, zeigten die Stecklinge, denen das Wasser durch seitliche Einschnitte zugeführt wurde. Hier stieg die Sproßbildung am Basalcallus proportional der Größe der Einkerbung, d. h. der Unterbrechung des Cambiums. Es war daher bei diesen

Versuchen geboten, den betr. Einschnitten einen geringen Umfang zu geben, um diese Sproßbildung möglichst herabzusetzen.

IV. Polaritätserscheinungen in der Ausbildung des Markcallus.

Unter den Callusderivaten der übrigen Gewebe zeigt nur dasjenige des Markes bezüglich seiner Ausbildung Unterschiede zwischen den Schnittflächen beider Stecklingspole. In den ersten beiden Wochen der Entwicklung, während welcher man die Beobachtungen noch an den im dampfgesättigten Raum aufgehängten Stecklingen ausführen kann, da dann eine Vereinigung des Cambial- und Markcallus noch nicht stattgefunden hat, sind durchgreifende Differenzen bezüglich der Größenverhältnisse beider Calli nicht vorhanden. Natürlich muß bei derartigen Versuchen darauf geachtet werden, daß die Größe des Markdurchmessers an beiden Schnittflächen die gleiche ist, was ja nicht immer zutrifft. Denn die Größe des Markcallus ist im allgemeinen proportional der Größe des Markumfanges, wenigstens so lange das Mark in seiner ganzen Ausdehnung lebend ist.

Für eine länger dauernde Beobachtung muß man sich dagegen der Stecklinge bedienen, welche mit einem Pole in Wasser eintauchen, also die Entwicklung des Callus nur an einer Schnittfläche zulassen. Für den apikalen Callus würde dies nur eine geringe Förderung seines Wachstums bedeuten und daher unseren Beobachtungen nicht nachteilig sein. Dagegen würde man beim Basalcallus, zumal er in inverser Lage gehalten werden muß, neben einer sehr starken Wachstumsförderung noch eine Veränderung der ganzen inneren Struktur erhalten, wenn er sich dem Cambialcallus analog verhielte. Trotzdem besitzen die in der früheren Weise (S. 381) behandelten Markcalli, deren Wachstum im Anfang an beiden Polen gleichmäßig vor sich ging, nach 4—5-wöchentlicher Entwicklung an dem apikalen Pole meist einen doppelten Umfang wie am basalen Pole. Dies rührt hauptsächlich daher, daß der Basalcallus nach einiger Zeit annähernd im Wachstum stillsteht, also das Ende seiner äußeren Entwicklung erreicht hat.

In der anatomischen Struktur dagegen sind die Unterschiede weniger auffallend. Oft ist die Holzbildung im Basalcallus einheitlicher und kräftiger wie im Apikalcallus, doch ist dies nicht immer der Fall. Die Sproßbildung an dem unter den geschilderten Bedingungen erwachsenen apikalen Callus beider *Populus*-Arten erfolgte meist nach 3—4 Wochen. Dagegen wiesen die Basalcalli von *Po-*

pulus canadensis selbst nach 50-tägiger Entwicklung keine Anlagen auf, während diejenigen von *Populus nigra* nur in einigen wenigen Fällen vereinzelte Sproßanlagen zeigten.

Die Polarität des Stecklings kommt also bei der Organbildung im Markcallus sehr klar zum Ausdruck und wird auch später selbst bei *Populus nigra* selten wieder verwischt. Dies letztere hat wohl hauptsächlich seinen Grund darin, daß der Markcallus infolge seiner isolierten Lage nur ein begrenztes Wachstum besitzt und daher in der Folge nicht mehr fähig ist, weitere Wachstumsprozesse einzugehen, welche schließlich zur Sproßbildung führen würden in der Art, wie wir dies am basalen Cambialcallus gesehen haben. Könnte ein solches Weiterwachsen dieses Callus etwa durch Schaffung einer Verbindung mit dem Cambium hervorgerufen werden, so wäre damit auch vermutlich — wenigstens bei *Populus nigra* — die Möglichkeit zur Sproßbildung gegeben. Die Richtigkeit dieser Annahme wurde jedoch experimentell nicht geprüft.

V. Die Entwicklung des Callus an schiefen Schnittflächen.

Wenn wir zu unseren bisherigen Versuchen lediglich die Calluswucherungen solcher Schnittflächen benutzten, welche senkrecht zur Achse des Stecklings angebracht waren, so geschah dies mit bestimmter Absicht. Denn bei mehr oder weniger starker Schrägstellung der Schnittfläche treten bereits derartig tiefgehende Veränderungen in der Verteilung und Ausbildung der an ihr entstehenden Callusmassen ein, daß eine Übersicht sehr erschwert wird. Nachdem wir aber im vorhergehenden den Verlauf des Calluswachstums an senkrecht zur Stecklingsachse gerichteten Schnittflächen in allen Einzelheiten genau studiert haben, müssen wir jetzt wenigstens in Kürze die Abweichungen kennen lernen, welche eine Schrägstellung der Schnittfläche in der Quantität wie besonders Qualität der Callusbildung mit sich bringt. Je schräger die Schnittfläche angebracht wird, d. h. je geringer der Winkel ist, welchen sie mit der Längsachse des Stecklings bildet, desto klarer werden infolge ihrer Verlängerung die an den verschiedenen Teilen auftretenden Veränderungen in der Ausbildung des Callus sichtbar werden.

Zur Illustrierung dieser Verhältnisse beginne ich gleich mit der Mitteilung eines Versuches, welcher sich auf eine Reihe im dampfgesättigten Raume aufgehängter Stecklinge bezieht. Die

Neigung der Wundfläche zur Stecklingsachse betrug ca. 20—25°, ihre Ausdehnung war also annähernd dreimal so groß, wie diejenige des senkrechten Querschnittes. Der Beginn der Callusentwicklung erfolgte zwar ein bis zwei Tage später wie sonst, aber sehr regelmäßig an beiden Stecklingspolen. Bereits nach wenigen Tagen überholte der Basalcallus den apikalen Callus, welcher seinerseits im Wachstum fast stehen blieb. Nach 18-tägiger Entwicklung erschienen an einigen etwas stärker gewachsenen Partien der apikalen Calli, deren durchschnittliche Höhe 1 cm betrug, die ersten Sproßanlagen. Der basale Callus war unterdessen weitergewachsen und hatte einen regelmäßigen Wulst gebildet, welcher an den äußeren Enden der Schnittfläche eine Höhe von 4 mm, an den übrigen Teilen von 2—3 mm erreichte. Nach 4-wöchentlicher Versuchsdauer hatte die Mehrzahl der apikalen Calli Sprosse gebildet, während die noch immer bedeutend stärkeren Basalcalli keine Organbildung zeigten.

In der äußeren Physiognomie dieser an schrägen Schnittflächen entstandenen Calli sind also, wenn man von der durch die Wundform bedingten Gestalt und z. T. geringeren Quantität absieht, keine tiefgreifenden Unterschiede gegenüber derjenigen der Querwunden vorhanden. Desto größere treten in der anatomischen Struktur dieser Calli hervor. Da der apikale Stecklingspol unter den vorher angegebenen Bedingungen nur einen geringen Callus produziert, müssen wir uns bei der anatomischen Untersuchung solcher Stecklinge bedienen, welche mit der Basis in Wasser tauchen, also nur den apikalen Callus entwickelt haben. Ein Blick auf die Fig. *a* der nebenstehenden Photographie (Fig. 19) zeigt, daß sich an der Callusbildung alle Gewebe beteiligt haben. Sehr deutlich tritt auch die kräftige Ausbildung des Markcallus hervor, welcher hier meist vom Cambialcallus nicht überwachsen ist. Auf Längsschnitten, welche wir an verschiedenen Stellen der Wundfläche ausführten, fällt nun sofort eine bestimmte Anordnung der Calluszellen zur Schnittfläche auf. Schon Hoffmann (1885, S. 13) hatte kurz darauf hingewiesen, daß die Zellreihen, welche den aus dem Cambium hervorgegangenen Callus bilden, an schräg abgeschnittenen Zweigen senkrecht zur Schnittfläche orientiert sind; er stützte mit dieser Tatsache seine Ansicht, daß die Zellen stets nach derjenigen Richtung wachsen, von welcher dem Wachstum der geringste Druck entgegensteht.

Am jüngeren Cambialcallus ist die von Hoffmann beschriebene Anordnung sehr gut zu erkennen, wird aber später infolge der

fächerförmigen Ausbreitung des Callus fast verwischt. Dagegen zeigen die Callusderivate der Rinde und des Markes besonders schön diese senkrechte Orientierung zur Wundfläche. Die Art und Weise, wie diese Orientierung erfolgt, ist verschieden und hängt von der Neigung der Wundfläche ab. Ist diese letztere gering, so biegen die aus Mark und Rinde hervorwachsenden Zellreihen einfach senkrecht zur Schnittfläche ab. Bei stärkerer Neigung jedoch, besonders bei solcher, wie sie die abgebildeten Stecklinge zeigen, wachsen die Zellen in seitlicher Richtung aus, indem sie tangentiale

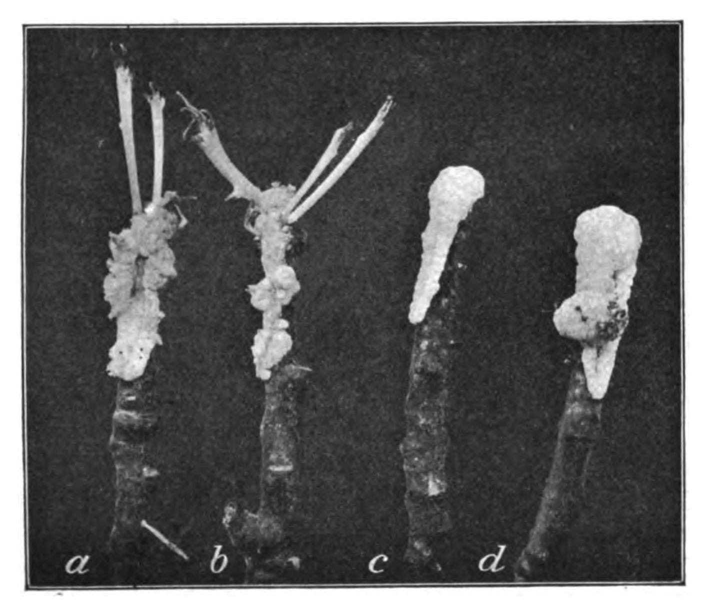


Fig. 19. *a* = apikaler Callus von vorn, *b* desgl. von der Seite gesehen. *c* u. *d* basale Calli in inverser Lage kultiviert, davon *d* mit sekundärem, dicht mit Sproßanlagen besetztem Callushügel. *(Populus nigra).* ca. 94 % Luftfeuchtigkeit. $^2/_3$ nat. Größe.

Längsteilungen ausführen. — Auf radialen, senkrecht zur Schnittfläche durch das Mark geführten Schnitten kann man dann sehr schön die Einzelheiten, besonders die Aktivität der einzelnen Zellreihen der Markkrone, studieren.

In bezug auf die Differenzierungsvorgänge im Cambialcallus verhalten sich die verschiedenen Teile der Wundfläche verschieden, und zwar weisen die unteren Teile die geringste, die oberen äußersten Teile die stärkste Differenzierung auf. Diese Unterschiede sind am

basalen Callus stärker, am apikalen Callus dagegen, entsprechend seiner unregelmäßigen Wachstumsart, weniger ausgeprägt. Der für den älteren Apikalcallus beschriebene Gefäßstrang ist im Callus der äußeren Wundfläche meist in kräftiger Entwicklung vorhanden und bildet hier die Verlängerung der neu angelegten Gefäße des Stecklings. Nach seinem Austritt in den Callus biegt er sogleich schräg nach der Rinde zu ab und läuft dann dicht oberhalb ihrer Schnittfläche und parallel zu ihr entlang bis zum Rande, wo er nach oben umbiegt und endigt. An den mittleren Teilen der Schnittfläche dagegen ist dieser Gefäßstrang meist schon viel schwächer ausgebildet und verschwindet endlich an ihrem unteren Teile oft ganz. Hierzu kommen dann noch die einzelnen Gefäßbündel, welche sich nach Anlage der Sprosse bilden und sich teils an den genannten Gefäßstrang, teils direkt an das jüngste Holz des Stecklings ansetzen.



Fig. 20. Medianer Längsschn. durch d. oberen Teil d. Basalcallus *c* (Fig. 19). Der den neuen Holzzuwachs des Steckl. verlängernde Holzteil biegt fast rechtwinklig nach außen ab, gabelt sich an der Peripherie und endigt dann in einer Reihe von Holzkörpern. Zu beachten ist die Lage dieser Holzteile zur Schnittfläche *(Schnfl.)*. *(Pop. nigra)*. 10 mal vergr.

Am oberen Teile dieser schrägen Schnittflächen kann man nun leicht feststellen, daß das Meristem des besprochenen Gefäßstranges durch Calluspartien hindurchgeht, welche unzweifelhaft Derivate der sekundären Rinde sind. Ebenso sind im Callus dieser sekundären Rinde oft in nächster Umgebung der angeschnittenen Bastbündel isolierte Tracheiden resp. Tracheengruppen und am Rande dieser kleine Meristeme zu bemerken, die ihren weiteren Zuwachs an Holzelementen vermitteln.

Stärkere Unterschiede in der Verteilung der Differenzierungsvorgänge treten am basalen Callus auf. Wir benutzen jedoch zu ihrer Untersuchung vorläufig die Calli der im dampfgesättigten Raum aufgehängten Stecklinge, da bei einseitiger Callusbildung die Struktur in gleicher Weise wie bei zur Stecklingsachse senkrechter Schnittfläche beeinflußt wird. Nur an den oberen Teilen der Wundfläche ist im Basalcallus das Wundholz in typischer Ausbildung vorhanden,

was schon äußerlich durch die dort stattgehabte stärkere Entwicklung des Callus sichtbar wird. Das Meristem biegt ebenfalls bald nach seinem Austritt nach außen um, läuft dann in größerem oder geringerem Abstande parallel zur Schnittfläche über der Rinde entlang und zum Teil durch deren Derivate hindurch. Dann biegt es in einer Schleife nach oben um, legt sich rückwärts über das von ihm gebildete Holz und läuft wieder bis zum Holzteil des Stecklings zurück. Die Ausbildung des Holzteils ist also keine wesentlich andere wie bei senkrechter Schnittfläche, sondern er ist nur in seiner Form der Schnittfläche angepaßt.

Entsprechend üppiger fällt die Ausbildung des basalen Callus und seine Differenzierung bei einseitiger Entwicklung aus. Die Figuren *c* und *d* der Abbildung 19 zeigen derartige Basalcalli, welche allerdings in inverser Lage erwachsen sind, sich aber außer durch ein stärkeres Wachstum äußerlich nicht von dem in normaler Stellung erzogenen Callus unterscheiden. Fig. *c* zeigt einen sehr regelmäßigen Basalcallus, der am oberen Ende die beschriebene kräftige Entwicklung des Callus aufweist, Fig. *d* veranschaulicht eine besonders typische Art der Sproßbildung, welche häufig bei einseitiger Ausbildung des Basalcallus auftritt. Sie erscheint besonders beweisend für unsere Annahme, daß die Sproßbildung am Basalcallus meist mit dem Auftreten neuer sekundärer Wachstumsvorgänge verknüpft ist. Denn nur auf dem neugebildeten Callushügel haben sich solche Sprosse entwickelt, während der ganze übrige Callus regelmäßig und ohne Sprosse erscheint. Allerdings zeigen derartige äußerlich regelmäßige Basalcalli gelegentlich an ihrem oberen Ende, an welchem sich oft mehrere Meristeme und Holzkörper übereinander befinden, über dem äußersten Meristem ganze Reihen endogener Sproßanlagen. Aber auch diese sind ja erst infolge der Neubildung dieser Meristeme, also infolge sekundärer Wachstumsprozesse im Callus entstanden.

Die Hauptunterschiede der Callusbildung an schrägen Schnittflächen gegenüber der früher geschilderten an geraden bestehen also darin, daß sich die Differenzierungstätigkeit nicht gleichmäßig durch den Callus der ganzen Wundfläche verteilt, sondern sich hauptsächlich an dem oberen Teile derselben abspielt. Dementsprechend treffen wir auch die stärkste Callusbildung an der oberen Wundfläche, und zwar ist dies besonders am Basalpol, weniger am Apikalpol der Fall. Diese Art der Neubildungstätigkeit bringt es natur-

gemäß mit sich, daß an jenen Stellen der Wundfläche, wo die stärkste Entnahme stattgefunden hat, auch der größte Ersatz geleistet und so am ehesten auf schnelle Schließung der Wunde hingearbeitet wird.

Als Bestätigung der früher von Hoffmann gefundenen Tatsachen ergab sich, daß die Zellreihen der Callusderivate der einzelnen Gewebe sich stets senkrecht zur Wundfläche einstellen, indem sie entweder in der betreffenden Richtung abbiegen oder ihre Teilungstätigkeit von vornherein dieser Orientierung entsprechend einrichten. Dagegen ist die Richtung des aus dem Cambium tretenden Meristems weniger durch die Lage der Schnittfläche, als durch die des Cambiums selbst bestimmt, zu welchem das erstere Meristem meist eine annähernd gleiche Orientierung besitzt.

Zum Schlusse haben wir noch einen Blick auf die Differenzierungsvorgänge im Callus derjenigen Wunden des Sprosses zu werfen, welche durch Ausheben von viereckigen Rindenstücken und Vernichtung des darunter liegenden Cambiums entstehen. Sind die Wunden nicht zu klein, so geht die Entwicklung des Callus an der oberen wie unteren Schnittfläche in der gleichen Art vor sich, wie dies für die Ringelwunden beschrieben wurde. Der obere basale Rand des Fensters bildet einen stärkeren Wulst mit viel Wundholz und event. Wurzeln, der untere apikale einen schwächeren mit Sproßanlagen. Eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Arten der Differenzierung nehmen die Calluspartien der Seitenränder des Fensters ein, welche durch radiale Längsteilungen der angrenzenden Cambium- und Rindenzellen entstanden sind. In ihnen bildet das als seitliche Verlängerung des Stammcambiums im Callus aufzufassende Meristem eine kleine, nach dem bloßgelegten Stammholz zugewendete Sichel von Wundholz. Daneben geht jedoch das eigentliche Calluswachstum kräftig weiter. Je stärker dieses ist, desto eher tritt auch an diesen Seitenrändern Sproßproduktion ein, welche gelegentlich auch auf den oberen Calluswulst des Fensters übergehen kann.

Abschnitt 3.

Die Abhängigkeit der Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von äußeren Faktoren.

Die Ergebnisse des vorhergehenden Abschnittes haben gezeigt, daß in der Gewebedifferenzierung des Cambialcallus an den entgegen-

gesetzten Schnittflächen des Stecklings unter konstanten Außenbedingungen eine ausgeprägte Polarität zum Ausdruck kommt. Es hatte sich also herausgestellt, daß der am Steckling entstehende Callus keine indifferente Zellmasse ist, sondern bereits durch den Ort seiner Entstehung einen bestimmten Charakter aufgeprägt erhält. Damit ergibt sich aber gleichzeitig eine Erschwerung für die Lösung der diesem Abschnitte vorbehaltenen Fragen, welche in der Präzisierung der die Entstehung dieser oder jener Zellart bedingenden äußeren Faktoren gipfeln und eigentlich den Ausgangspunkt für diese Arbeit bildeten. Denn wir erhalten ja kein reines Bild von der Wirkungsweise der einzelnen Faktoren auf die Gewebedifferenzierung, sondern was wir sehen, wird stets eine Kombination der Effekte von äußeren und inneren Bedingungen bleiben.

Je geringer nun in einer Callusmasse die Ausdehnung der Gewebedifferenzierung infolge innerer Faktoren ist, desto besser wird dieselbe für unsere Experimente geeignet sein. Wir bedienen uns infolgedessen zur Lösung der vorher aufgeworfenen Fragen hauptsächlich des apikalen Callus, welcher wenigstens im jugendlichen Alter eine relativ schwache Gewebedifferenzierung und kräftiges Wachstum der rein parenchymatischen Zellmassen aufweist. Da diese letzteren in gleichem Maße zur Realisierung der verschiedenen direkten wie indirekten Differenzierungsprozesse befähigt sind, so werden wir aus ihrer Reaktion den einzelnen Außenbedingungen gegenüber am ehesten die Wirkungsweise dieser erkennen können.

Zum Vergleich muß aber auch der Einfluß der äußeren Faktoren auf die Ausbildung des Basalcallus untersucht werden. Bei dieser Gelegenheit wird es dann möglich sein, einer weiteren Frage, nämlich derjenigen nach der Beeinflussung einer autogenen Struktur durch die äußeren Faktoren näher zu treten. Hierfür ist gerade der Basalcallus besonders geeignet. Er besitzt einmal infolge der Polarität des Stecklings die Tendenz zur Einhaltung einer in bestimmten Bahnen verlaufenden Gewebebildung, anderseits ist diese letztere aber auch noch labil genug, um auf Außenreize zu reagieren. Wenn wir dann unter dem gleichen Gesichtspunkte die Veränderungen betrachten, welche unter dem Einflusse der verschiedenen Bedingungen in der Gewebedifferenzierung des apikalen Callus eintreten, wird es auch möglich sein, festzustellen, inwieweit die in der Struktur des Callus zutage tretende Differenz überhaupt einer Beeinflussung oder Verschiebung zugänglich ist. Denn es

muß sich im Laufe unserer Untersuchungen herausstellen, ob die früher beschriebenen Polaritätserscheinungen in der Ausdifferenzierung des Callus nur unter den angegebenen Bedingungen zu beobachten sind und unter anderen Versuchskonstellationen ausbleiben, oder ob sie immer, nur durch die Außenbedingungen entsprechend modifiziert, wahrzunehmen sind.

Im folgenden wird nun der Einfluß der einzelnen Faktoren, wie der Schwerkraft, des Wasserkontaktes, der Luftfeuchtigkeit, des Lichtes und der Wärme behandelt werden, und zwar werden wir zunächst den Einfluß dieser Faktoren auf Größe, Form und Organbildung des Callus untersuchen und hierauf ihre Wirkung auf die Entstehung der verschiedenen Zellarten sowie die Beeinflussung der als typisch beschriebenen Gewebestruktur in dem betreffenden Callus betrachten.

I. Einfluß der Schwerkraft.

Die Wirkung der Schwerkraft auf die Ausbildung des Callus soll hier zunächst untersucht werden, da über sie bereits die früher zitierten Beobachtungen Tittmann's (1894, S. 172) vorliegen. Allerdings konnte die Annahme dieses Autors, daß die Sproßbildung, welche am Basalcallus der invers im Wasser stehenden Stecklinge auftritt, gerade durch die Inversstellung hervorgerufen wird, schon im vorhergehenden widerlegt werden. Denn es wurde gezeigt, daß auch die in aufrechter Stellung gehaltenen Stecklinge an dem in Luft befindlichen Basalcallus Sprosse produzieren, sofern die Callusbildung am apikalen Pol unterdrückt wird oder wenigstens die Wechselbeziehungen zwischen den Calli beider Pole gestört werden. Mit der Feststellung dieser Tatsache war aber gleichzeitig noch nicht bewiesen, daß durch eine veränderte Angriffsweise der Schwerkraft nicht etwa irgend welche Abweichungen in der vorher beschriebenen äußeren Form wie Differenzierung der beiden Calli hervorgerufen würden.

a) Callusentwicklung bei Inversstellung.

Es war daher notwendig, den Einfluß der Inversstellung auf die Callusproduktion vor allem an solchen Stecklingen zu prüfen, die allseitig gleichen Bedingungen ausgesetzt waren, d. h. sich im dampfgesättigten Raum befanden, wie dies bereits früher zur Prüfung der normalen Callusausbildung geschehen war. Hier hatte sich ja ergeben, daß bezüglich der Größe der basale Callus fast durch-

gängig zuerst den apikalen Callus übertrifft, doch wurde späterhin bei *Populus nigra* diese Differenz oft allmählich in das Gegenteil verschoben. Die Organbildung erfolgte in der Regel nur am apikalen Callus, doch wurde ein kleiner Prozentsatz von Fällen beobachtet, bei welchen außerdem noch Sproßbildung am Basalpol eintrat.

Bei den invers aufgehängten Stecklingen liegen nun die Verhältnisse bezüglich der Größendifferenz der beiden entgegengesetzten Calli etwas anders. Dies sollen einige Versuche zeigen, welche das Gegenstück zu dem früher mitgeteilten bilden. Um einen einwandfreien Vergleich zwischen den aufrecht und invers aufgehängten Stecklingen zu ermöglichen, wurden meist je fünf Stecklinge in beiden Stellungen im gleichen Glaszylinder aufgehängt.

Das häufigste Bild der Entwicklung des Callus, welches sich unter diesen Bedingungen an invers aufgehängten Stecklingen von *Populus nigra* zeigte, war folgendes: Schon von Beginn der Entwicklung an traten die an den in aufrechter Stellung gehaltenen Stecklingen bemerkbaren Differenzen in der Callusentwicklung zwischen der apikalen und basalen Schnittfläche zugunsten der letzteren sehr stark hervor. In der Folge wurden diese Differenzen nun nicht, wie zum Teil bei aufrecht hängenden Stecklingen, durch verstärktes Wachstum des apikalen Callus wieder ausgeglichen, sondern noch mehr verstärkt. Denn es wuchs unter diesen Bedingungen der Callus an der apikalen Schnittfläche äußerst langsam weiter, sodaß seine Höhe bei der Hälfte der beobachteten Stecklinge nach ca. 30-tägiger Entwicklung meist nicht mehr wie 1 mm betrug. Andere apikale Calli hatten zwar partiell stärkere Callushügel von einigen Millimeter Höhe gebildet, doch erreichten diese niemals die Größe der dazu gehörigen Basalcalli. Die stärker gewachsenen Partien der apikalen Calli produzierten dann nach 18 bis 20 Tagen Sproßanlagen, jedoch meist in geringerer Anzahl wie die in normaler Lage erwachsenen Calli.

Es konnte also infolge der Inversstellung stets eine starke Hemmung in der Entwicklung des apikalen Callus konstatiert werden. Im Gegensatz hierzu erscheint das Wachstum der basalen Calli der gleichen Stecklinge stark gefördert, es übertrifft merklich dasjenige der in aufrechter Stellung aufgehängten Stecklinge. Trotz der Hemmung des Calluswachstums an der apikalen Schnittfläche der invers aufgehängten Stecklinge erfolgte auch bei letzteren die Sproßbildung am Basalcallus nur bei 10—20 % der Stecklinge.

Ähnliche Verhältnisse zeigen die Stecklinge von *Populus canadensis,* deren basaler Callus schon bei aufrechten Stecklingen den schwach entwickelten apikalen Callus stets an Größe übertrifft. Bei den invers aufgehängten Stecklingen ist der Basalcallus meist noch etwas kräftiger entwickelt; dagegen ist der Callus an der apikalen Schnittfläche oft kaum vorhanden oder bleibt jedenfalls äußerst gering. Infolgedessen trat Sproßproduktion an dieser letzteren nur bei der Hälfte der Stecklinge auf. Trotz diesem Fehlen der Sproßbildung am apikalen Callus erschienen jedoch am basalen Callus keine Sprosse. Die Inversstellung fördert demnach auch bei *Populus canadensis* in keiner Weise die Sproßbildung.

Die gleichen Differenzen, wie eben beschrieben, kehrten auch in viel ausgesprochener Weise an Stecklingen von *Populus nigra* wieder, welche mit entsprechender Vorsicht seitliche Wasserzuführung erhielten und im Kulturkasten aufgestellt waren. Der Beginn der Callusbildung erfolgte bei diesen am jetzt oben befindlichen Basalpol nach 4 Tagen, am apikalen Pol dagegen erst nach 9 Tagen. Es hatten also bei kräftigem Wachstum beiderseits die Basalcalli von vornherein einen starken Vorsprung in der Entwicklung vor den apikalen Calli. Diese letzteren produzierten nach 24 Tagen sämtlich Organanlagen, welche bei sechs Stecklingen in der Folge zu kräftigen Sprossen auswuchsen, während sie bei den vier übrigen sich kaum weiter entwickelten. Die Größe der Calli betrug nach 40-tägiger Versuchsdauer in der Höhe 5—8 mm, in der Breite 10—15 mm; die Basalcalli waren 8—15 mm hoch und 15—25 mm breit. Zwei der größten von ihnen hatten Sprosse gebildet, ein dritter zeigte einige Anlagen.

Schließlich ist auch hier noch einiger invers aufgestellter geringelter Zweige zu gedenken, welche schon nach zwei Wochen die angegebenen Differenzen in der Größe der Callusbildung zwischen der apikalen und basalen Schnittfläche besonders deutlich zeigten. Die Unterschiede, welche zu dieser Zeit mehr als das Doppelte zugunsten des Basalcallus betrugen, vergrößerten sich immer mehr infolge starker Hemmung der apikalen Calli. Diese letzteren bildeten dann, bei den basal befindlichen, jetzt oben gelegenen Teilstücken beginnend, Sproßanlagen, deren Weiterentwickluug aber infolge vorzeitigen Absterbens der Versuchsäste nicht beobachtet werden konnte.

Alle diese Versuche zeigen zur Genüge, daß die von Küster (1903, S. 169) angegebenen Größendifferenzen in der Callusbildung zwischen den beiden Sproßpolen, welche bei den in normaler Lage

kultivierten Stecklingen zum Teil nur anfangs zu beobachten waren, bei den invers gehaltenen Stecklingen stets während der ganzen Callusentwicklung bestehen bleiben. Ebenso geht aus unseren Versuchen klar hervor, daß die Sproßbildung am Basalcallus nicht im geringsten von der Angriffsweise der Schwerkraft abhängig ist. Denn alle beobachteten Stecklinge, sowohl die in aufrechter, wie die in inverser Lage befindlichen zeigten Sproßbildung bei einem annähernd gleichhohen Prozentsatz der Basalcalli.

Dieses Ergebnis bestätigen auch die in inverser Stellung gehaltenen Stecklinge, welche mit einem Pol in Wasser eintauchten, also nur

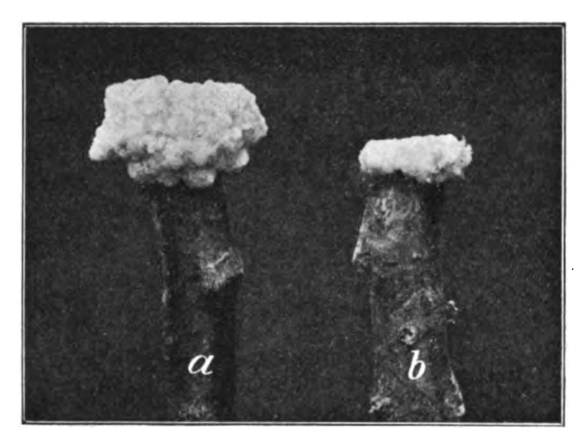


Fig. 21. Basalcalli von *Populus nigra* nach 4-wöchentlicher Kultur. *a* in inverser, *b* in aufrechter Stellung in Wasser tauchend kultiviert. Natürl. Größe.

einseitig Callus produzierten. Für die Beobachtung der Callusentwicklung an der apikalen Schnittfläche wurden diese Stecklinge von unten in die früher beschriebene Trommel eingeführt. Als Kontrollversuch diente der vorher geschilderte Versuch mit direkter Wasserzuführung. Für den apikalen Callus ergab sich auch unter diesen Bedingungen eine annähernd gleich starke Entwicklung, wie in dem Kontrollversuche. Es war also trotz einseitiger Ausbildung am Steckling keine Wachstumsförderung zu bemerken, und es ist daher anzunehmen, daß die durch Inversstellung bedingte Hemmung eine recht ansehnliche Höhe erreicht. — Dagegen entwickelte sich der basale Callus an den invers in Wasser stehenden Stecklingen außerordentlich üppig und übertraf zum Teil noch denjenigen der Kontrollver-

suche. Einen Begriff hiervon gibt die umstehende Figur 21 *a*, welche einen mittelgroßen derartigen Callus darstellt. Daneben ist zum Vergleich ein schon früher beschriebener (S. 416) in normaler Lage erwachsener basaler Callus abgebildet, welcher zwar noch die typische Form, aber seitlich bereits Sproßanlagen aufweist. — Es erleidet demnach das Wachstum des Callus ungeachtet der Lage, welche er am Stecklinge einnimmt, in der erdwärts gerichteten Stellung stets eine starke Hemmung gegenüber der zenithwärts weisenden.

In anatomischer Beziehung unterscheiden sich die in inverser Stellung kultivierten apikalen Calli nicht wesentlich von den in

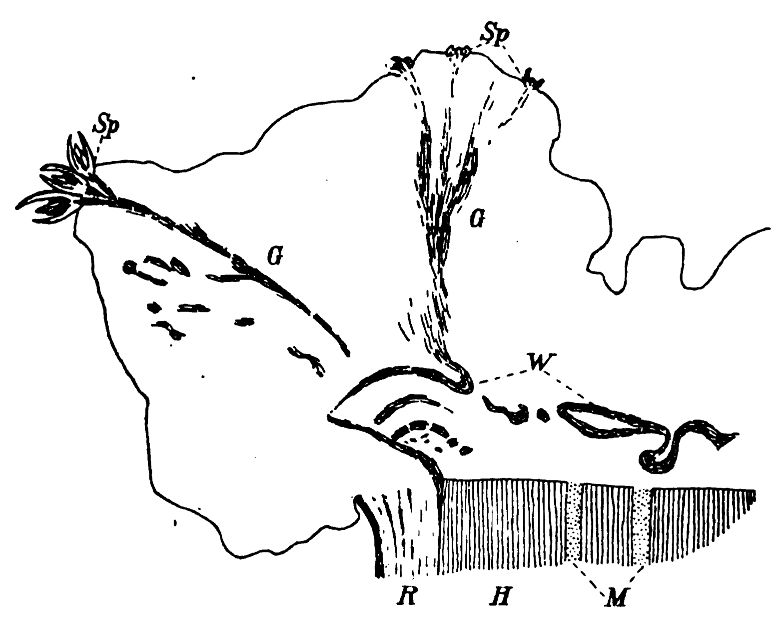


Fig. 22. Basaler Callus eines invers in Wasser stehenden Stecklings *(Populus nigra)* nach 5-wöchentlicher Kultur bei 94% Luftfeuchtigkeit. *W* = Wundholz, *G* = Gefäßstränge, *Sp* = Sproßanlagen. 6 mal vergr.

normaler Lage erwachsenen. Dagegen zeigt die Struktur der invers gehaltenen Basalcalli, vor allem diejenige der stark entwickelten zuletzt genannten, bemerkenswerte Unterschiede gegen die früher beschriebene. Denn die Mehrzahl dieser Basalcalli besaß mehrere meist konzentrisch übereinander gelagerte, zum Teil nicht im Zusammenhang stehende Meristeme und Holzteile, und produzierte an ihrer Peripherie mehr oder weniger zahlreiche Callushügel, auf

deren Oberfläche allmählich Sproßanlagen erschienen. Auf diese Weise erhielten sie im höheren Alter eine Struktur, welche sich der des apikalen Callus näherte. Dies veranschaulicht die vorstehende Abbildung (22) eines sehr großen basalen Callus. Im Zusammenhang mit dem Holz des Stecklinges hat sich ein typisch sichelförmiger, dreifacher Wundholzkörper gebildet. Außerhalb dieses sind in den hier sehr großen sekundär gebildeten Callushügeln starke Gefäßstränge oder wenigstens Abschnitte dieser zu sehen, welche die Kommunikation der hier exogenen Sproßanlagen mit dem Wundholze vermitteln. Es finden sich also in diesem Callus die Charaktere des basalen wie des apikalen Callus noch unvermengt nebeneinander vor. Doch kann gelegentlich auch eine direkte Vermischung beider Charaktere eintreten, und es erfordert dann einige Übung, um den betr. Callus noch als Basalcallus identifizieren zu können.

Die Sproßbildung an den Basalcalli von *Populus nigra* trat ungefähr in gleichem Umfange auf (75 %), wie dies für die in normaler Lage befindlichen, mit der apikalen Schnittfläche in Wasser eintauchenden Stecklinge beschrieben wurde. Dagegen erschienen auch unter diesen Bedingungen an dem Basalcallus von *Populus canadensis*, welcher sich zwar bezüglich des Wachstums ähnlich verhielt, keine Sprosse. — Die Anlage der Sprosse geschieht in diesem Falle häufig exogen, was seinen Grund wohl in dem starken sekundären Wachstum des Callus und der dadurch bedingten Struktur (vgl. Fig. 22) hat. Übrigens ist noch nachzutragen, daß die Sprosse am Basalcallus, gleichgültig in welcher Lage sich dieser befindet, meist schwächer bleiben, wie diejenigen des apikalen Callus. Vermutlich ist diese Erscheinung, die ein Analogon in Goebels gleicher Beobachtung (1905, S. 408) über Sproßbildung am apikalen Ende von *Taraxacum*-Wurzeln hat, durch die Art der Gefäßanschlüsse zu erklären.

Eine Wurzelbildung fand bei der angegebenen Luftfeuchtigkeit nicht statt. Dies ist jedoch nicht durch die Inversstellung des Stecklings, sondern durch die unter diesen Bedingungen erfolgende Veränderung der Struktur des Basalcallus bedingt, an welche eben die Wurzelbildung geknüpft ist. Denn sobald diese Struktur erhalten bleibt (z. B. im dampfgesättigten Raum, S. 444) kann auch bei inverser Lage des Stecklings die Produktion von Wurzeln eintreten.

b) Callusbildung bei horizontaler Lage des Stecklings.

Da die Wirkung der senkrecht zur Stecklingsachse angreifenden Schwerkraft auf die Ausbildung des Callus nicht wesentlich neue Resultate zeitigt, so kann ich mich bei der Nennung der Ergebnisse der betreffenden Versuche, welche sich auf horizontal in Sand eingebettete oder am Klinostaten befindliche Stecklinge beziehen, kurzfassen. Bei dem ersteren Versuche waren 12 Stecklinge in zwei Lagen in eine große, mit feuchtem Flußsande beschickte Tonschale eingebettet. Das Ergebnis nach 48-tägiger Versuchsdauer bestand darin, daß die sehr unregelmäßig und schwach entwickelten apikalen Calli Sprosse produziert hatten, während die basalen Calli, welche wieder die doppelte Größe wie die ersteren erreichten, zur Hälfte Wurzeln gebildet hatten, jedoch nur in einem Falle Sprosse. Unterschiede bezüglich des Anlageortes dieser Organe am Callus, etwa in der Art, daß die Sprosse an dem zenitwärts, die Wurzeln an dem nach unten gerichteten Teil des Callus produziert würden, bestanden nicht. Die Organe entstanden vielmehr regellos am Callus und erfuhren erst später die entsprechenden negativ resp. positiv geotropischen Krümmungen.

Ähnlich verhielten sich Stecklinge, welche in horizontaler Lage auf einem mit halbstündlicher Umlaufszeit rotierenden Klinostaten in der üblichen Weise im Glaszylinder befestigt waren. In einem Falle entwickelten die Stecklinge einen kleinen apikalen Callus mit Sprossen, während im anderen Falle der apikale Callus sehr gering blieb (1 mm hoch) und keine Sprosse produzierte. Die Basalcalli waren stets kräftig und ca. 5 mm hoch, sie bildeten in einem Falle sämtlich Wurzeln, im anderen dagegen keine einzige. Die Struktur dieser letzteren Calli zeigte ein sehr abweichendes Aussehen. Denn es war kein kontinuierliches Meristem und Wundholz vorhanden, sondern nur einzelne meist aus Tracheiden bestehende Gruppen waren im Bogen unterhalb der Peripherie des Callus angeordnet. Infolge des Fehlens eines das Cambium verlängernden Meristemes war also dem basalen Callus die Fähigkeit zur Wurzelbildung verloren gegangen.

Der Einfluß der einseitig wie allseitig senkrecht zur Stecklingsachse wirkenden Schwerkraft äußert sich also, wenn man von der zuletzt genannten Erscheinung absieht, lediglich in der Verteilung der Callusmengen an den entgegengesetzten Schnittflächen des Stecklings. Es erfährt der apikale Callus eine starke Hemmung, während

von einer eigentlichen Förderung des Basalcallus wie bei der Inversstellung nicht zu reden ist. Jedenfalls treten auch in diesem Falle die Differenzen in der Callusproduktion beider Pole stark hervor.

II. Einfluß des Wasserkontaktes.

Bevor wir die Wirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung des Callus behandeln, möge hier der Einfluß des Wasserkontaktes auf die Entstehung und Ausbildung des Callus vorangehen, zumal hierüber bereits von Tittmann (1904, S. 182) Untersuchungen vorliegen. Dieser Autor zeigte, daß, während an der im feuchten Raum befindlichen Schnittfläche des aufrechten Stecklings sich ein mächtiger Callus bildete, die ins Wasser eintauchende basale Schnittfläche nur einen geringen Callus produzierte, aus welchem ungefähr nach 7 Wochen Wurzeln hervorbrachen. Dagegen entstand an den invers hängenden Stecklingen an der in Wasser eintauchenden apikalen Schnittfläche nur stellenweise aus dem Cambium eine callöse Wucherung; Sprosse wurden an keinem dieser Wassercalli produziert. Dies zu veranlassen gelang jedoch durch eine andere Versuchsanstellung, bei welcher die Callusbildung an dem zurzeit oberen Ende des Stecklings durch die trockene Luft des Zimmers unterdrückt wurde. Hierbei bildete sich nun der Callus an den meisten Stecklingen kräftig aus, besonders an denjenigen, welche aufrecht standen. „Aus dem basalen Callus waren in einigen Fällen Wurzeln hervorgegangen. Dies war an denjenigen Stecklingen geschehen, welche Achselknospen besaßen, die nun Sprosse getrieben hatten. Die knospenlosen Zweigstücke dagegen zeigten an ihrem basalen Callus ein höchst überraschendes Verhalten. Derselbe färbte sich nämlich rot und erzeugte dann eine große Anzahl Sprosse, die . . . normal weiter wuchsen; Wurzeln waren nirgends entstanden . . .“ (a. a. O., S. 184). Weiter gelang es dem Autor unter gleichen Bedingungen bei aufrechten in Wasser eintauchenden Stecklingen am basalen Callus durch Entfernen der Seitentriebe Sproßbildung zu erzwingen.

Nach Tittmann's Versuchen bestehen also gewisse Wechselbeziehungen zwischen der Organbildung am Wassercallus und derjenigen am übrigen Stecklinge. Sind am Stecklinge Sprosse vorhanden, so produziert der Callus die notwendigen Wurzeln; fehlt am Steckling die Sproßbildung überhaupt, so übernimmt der im Wasser befindliche basale Callus häufig ihre Produktion. Ja, er

kann direkt durch Entfernen der Sprosse hierzu veranlaßt werden. Es scheinen demnach die Korrelationswirkungen, welche wir schon früher bei Unterdrückung des apikalen Callus kennen lernten, hier in noch viel ausgeprägterem Maße wiederzukehren. Bevor wir jedoch einer Klärung dieser interessanten Erscheinungen näher treten, ist es notwendig, Tittmann's Untersuchungen in erweitertem Umfange zu wiederholen und seine Beobachtungen auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen.

Die betreffenden Versuche, in welchen nur Stecklinge von *Populus nigra* wegen der leicht eintretenden Sproßbildung am Basalcallus zur Verwendung kamen, wurden in etwas anderer Weise wie diejenigen von Tittmann angestellt. Vor allem mußte auch die Beobachtung des Verhaltens der apikalen Schnittfläche unter Wasser naturgemäß am aufrechten Stecklinge ausgeführt werden, da in inverser Lage die Callusentwicklung an dieser ohnedies schon eine starke Hemmung erfährt. Für die Versuche wurde die früher beschriebene wassergefüllte Trommel benutzt, in welche die apikalen Enden der Stecklinge hineinragten, während die basalen mit Gips umhüllt wurden, um die in der nicht sehr trockenen Luft des Wärmezimmers sonst doch eintretende geringe Callusbildung zu unterdrücken. Entsprechend wurden die mit der Basis in Wasser tauchenden Stecklinge am oberen Ende mit Gips umkleidet.

Unter diesen Bedingungen entstand nach 4-wöchentlicher Versuchsdauer im Dunkeln an der apikalen Schnittfläche von 10 beobachteten Stecklingen *(Populus nigra)* nur in 2 Fällen partiell ein sehr geringer (1 mm hoher) Callus mit mehreren Sproßanlagen. Ein weiterer, sehr kleiner apikaler Callus mit Sprossen erschien nach 8 Wochen, zu welcher Zeit die übrigen Stecklinge bereits abgestorben waren, ohne vorher irgendwelche Spur von Callus aus dem Cambium gebildet zu haben. — Dagegen hatte sich nach 4-wöchentlicher Entwicklung an der basalen Schnittfläche der Stecklinge eines gleichzeitig angesetzten Versuches durchgehends ein regelmäßiger 1—2 mm hoher Calluswulst gebildet, welcher meist eine Reihe von Wurzeln produzierte. Wenige Tage später entstanden an diesen Wassercalli Sproßanlagen und zwar bei 75 % der Stecklinge, d. h. bei einer gleichen Anzahl wie dies für diejenigen Stecklinge angegeben wurde, deren basaler Callus sich in Luft befand. Diese starke Sproßbildung am basalen Wassercallus tritt aber, wie verschiedene Versuche darzulegen scheinen, nur in der eigentlichen Vegetationsperiode auf, während sie im Winter geringer ausfällt

und vor allem auch längere Zeit erfordert (6—10 Wochen). Jedenfalls ist sie stets stärker wie diejenige der apikalen Schnittfläche, an welcher letzteren auch niemals ein regelmäßiger Calluswulst gebildet wird.

Aus den soeben angeführten Versuchen geht aber noch nicht hervor, ob die Sproßbildung an dem unter Wasser befindlichen basalen Callus, wie Tittmann annimmt, nur dann stattfindet, wenn am übrigen Stecklinge Sproß- oder Callusbildung überhaupt fehlt. Denn es wurden in diesem Falle, um dem Steckling nicht zu viel Nährstoffe zu entziehen, die sehr schnell wachsenden Seitentriebe des Stecklings entfernt. Um die genannte Frage entscheiden zu können, wurde nun bei einer anderen Versuchsserie die Hälfte der Stecklinge wie früher behandelt und die austreibenden Knospen entfernt, während an den Stecklingen der anderen Hälfte je einige Triebe belassen wurden. Der betr. Versuch wurde, um ein zu rapides Wachstum und zu großen Reservestoffverbrauch der Sprosse zu verhindern, nicht im Dunkeln, sondern im diffusen Lichte gehalten. Es ergab sich nun ziemlich durchgängig, daß nur die sproßlosen Stecklinge am basalen Callus Triebe bildeten, während diejenigen, welche Triebe besaßen, solche am Callus nicht hervorbrachten. Dagegen war die Größe der Calli beider Versuchsreihen annähernd gleich, die Sproßbildung am Steckling hatte also auf sie keinen Einfluß.

Die mitgeteilten Ergebnisse stimmen demnach in der Hauptsache mit Tittmann's Angaben überein. Sie zeigen, daß die Sproßbildung am Wassercallus von *Populus nigra* durch das Fehlen der Sprosse am übrigen Steckling ausgelöst wird. Wir müssen daher annehmen, daß von den treibenden Knospen des Stecklings Hemmungsreize ausgehen, welche die Organbildung am Basalcallus verhindern, genau in der gleichen Weise, wie dies von seiten der Triebe des apikalen Callus an den in feuchter Luft aufgehängten Stecklingen geschah. Derartige von den Trieben des Stecklings ausgehende Hemmungen traten an den in feuchter Luft kultivierten Basalcalli der mit dem apikalen Ende in Wasser eintauchenden Stecklinge nicht klar hervor, obwohl es auch dort den Anschein hatte, als wären sie in gewissen Grenzen vorhanden. Hier dagegen, wo durch den Wasserkontakt ohnedies Sproß- wie Callusbildung außerordentlich gehemmt wird, kommen die genannten Korrelationen klar zur Geltung.

Gegen unsere Anschauung sprechen auch nicht die vereinzelt beobachteten Fälle von Sproßbildung an dem im Wasser befind-

lichen Basalcallus, bei Vorhandensein von Sprossen am Stecklinge oder sogar am apikalen Callus [1]). Denn wir konnten ja früher zeigen (S. 417), wie leicht die Wechselbeziehungen zwischen zwei Punkten des Stecklings alteriert werden können, und auf derartige äußerlich nicht sichtbare Störungen müssen wir eben auch die genannten Ausnahmen zurückführen. Ihre kleine Zahl läßt sich übrigens bei genauer Beobachtung meist noch verringern. Denn vielfach stellt sich hierbei heraus, daß bereits Sproßanlagen am Wassercallus vorhanden waren, bevor die Knospen am Stecklinge austrieben. Da sich die ersteren aber infolge der korrelativen Beeinflussung durch die letzteren sehr langsam weiterentwickeln, so erhält man leicht fälschlich den Eindruck, als ob sie später wie die Knospentriebe entstanden wären. Entfernt man bei einem solchen Stecklinge nach einiger Zeit sämtliche Knospentriebe, so kann man bereits wenige Tage später eine merkliche Wachstumsförderung der Callustriebe konstatieren. Ebenso vermag man, wie dies auch Tittmann angab, durch Entfernen dieser Triebe meist noch den älteren Basalcallus zur Sproßbildung anzuregen.

In der Inverslage der Stecklinge wird Callus- wie Sproßbildung an der apikalen Schnittfläche nahezu gänzlich unterdrückt. Die durch Lage und Wasserkontakt verursachte doppelte Hemmung macht dies verständlich. Weniger erklärlich bleibt aber die Tatsache, daß auch der basale Callus bei inverser Lage im Wasser geringer ist wie bei aufrechter Stellung des Stecklings und nur in vereinzelten Fällen nach sehr langer Versuchsdauer Sprosse produziert, obwohl in diesem Falle in Luft eine starke Förderung des Wachstums des basalen Callus eintreten würde. Wurzeln wurden übrigens von der Hälfte solcher Wassercalli, jedoch in viel geringerer Anzahl als in normaler Lage produziert.

Schließlich ist noch hinzuzufügen, daß alle Stecklinge, deren apikaler Pol einen kräftigen Callus trägt, nach 4—6-wöchentlicher Entwicklung an der in Wasser befindlichen basalen Schnittfläche ebenfalls einen Calluswulst produzieren, welcher oft wenig schwächer ausfällt, wie bei der Unterdrückung des apikalen Callus. Es ist also nur eine zeitliche Differenz in der Bildung des vorher genannten basalen Callus gegenüber dem letzteren vorhanden. Aus diesem

1) Das Vorhandensein eines mäßig großen sproßlosen apikalen Callus ist ebensowenig ein Hemmnis für die Sproßbildung am basalen Wassercallus, wie für diejenige des in Luft befindlichen basalen Callus (S. 400).

basalen Callus gehen dann reichlich Wurzeln hervor, in der Art, wie dies auch Vöchting neuerdings (1906, S. 113) für die in Wasser tauchenden Zweige von *Salix alba vitellina* angibt.

An der Callusbildung im Wasser ist in erster Linie das Cambium beteiligt, während das Mark gar nicht und die Rinde nur in beschränktem Maße an derselben teilnimmt. Von dieser letzteren liefern meist nur die primären Partien partiell kleinere oder größere Wucherungen. Vielfach ist das Periderm einfach abgehoben, und das darunter liegende Parenchym der primären Rinde hat durch tangentiale Teilungen hyperhydrische Gewebe erzeugt. Ein kleiner isolierter Rindencallus, welcher sich an den Grenzen zwischen sekundärer und primärer Rinde befindet, ist auf Fig. 23 abgebildet. Diese Figur veranschaulicht auch besonders deutlich die Ausbildung des Cambialcallus, der in diesem Falle bereits einige Sproßanlagen an der Spitze zeigt. Trotz des äußerst schwachen Wachstums des Callusgewebes ist hier schon eine gewisse Differenzierung zu sehen. Es hat sich ein wenn auch kleiner so doch für den Basalcallus typischer Holzteil im Anschluß an den neuen Zuwachs des Stecklings gebildet, der die früher beschriebene, etwas rückwärts gekrümmte Gestalt aufweist. Zu diesem hin haben sich von den jungen Sproßanlagen aus Leitungsbahnen gebildet, welche meist aus Tracheiden bestehen. Isolierte Tracheiden oder Gruppen von solchen sind in diesem Callus nicht vorhanden. Auffallend sind die großen Mengen von Kalkoxalat, welche sich in den seitlichen Partien des Cambialcallus wie im Rindencallus befinden. Der ganze Callus ist mit einigen Lagen abgestorbener Zellen bedeckt, unter denen sich z. T. hyperhydrische Gewebe entwickelt haben.

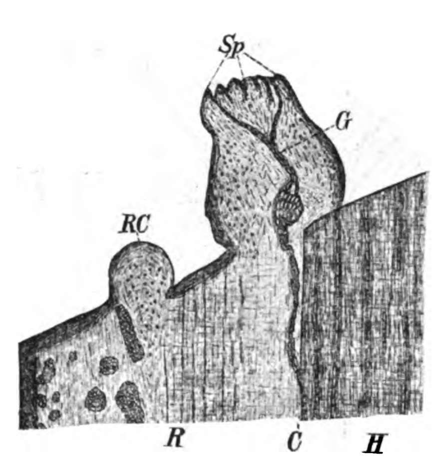


Fig. 23. Basaler im Wasser erwachsener Callus von *Populus nigra*. Trotz der geringeren Größe des Callus ist bereits ein Wundholzkörper vorhanden, an den sich ein Gefäßstrang *G* ansetzt, welcher die Verbindung mit den Sproßanlagen vermittelt. *RC* = kleiner Callus an der Grenze von primärer und sekundärer Rinde. 18 mal vergr.

Diese letzteren sind auf der Abbildung 24 in größerer Ausdehnung zu sehen. Von einer eigentlichen Callusbildung ist hier fast nichts zu bemerken. Dicht an der Schnittfläche hat sich aus dem Cambium eine kräftige Wurzel gebildet, gehört also dem Steckling und nicht dem Callus an. Der eigentliche Callus ist zwischen Wurzel und Holzteil entstanden und wölbte sich dort als kleiner regelmäßiger Wulst über die Schnittfläche, was vor der Organbildung und auch zur Zeit der Untersuchung noch an den organlosen Stellen wahrzunehmen war. Ein typischer Holzteil im Callus ist, wie dies vielfach der Fall ist, auch hier noch nicht ausgebildet. Der in der Streckung begriffene, bereits mit starken Anschlußbahnen zum neuen Holz versehene Sproß hat sich dicht am alten Holz herausgedrängt, so daß der Rest des jetzt nicht mehr weiter gewachsenen Callus zwischen Sproß und Wurzeln liegt, überdeckt von einem Komplex hyperhydrischen Gewebes.

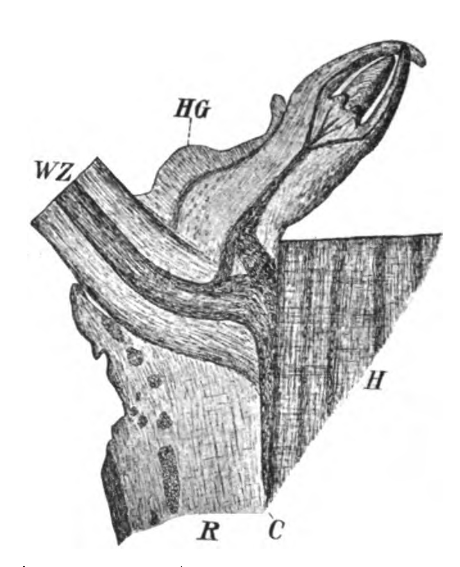


Fig. 24. Basaler im Wasser erwachsener Callus von *Populus nigra* mit Sprosse (5 Wochen alt). Erklärung im Text. *HG* = hyperhydr. Gewebe, *Wz* = Wurzel. 16 mal vergr.

Im Gegensatz zu dem auch unter Wasser regelmäßig entwickelten Wulst des basalen Callus besteht die Callusbildung an der apikalen Schnittfläche aus ganz vereinzelten, kaum 1 mm hohen Hügeln, welche direkt nach ihrem Hervorbrechen aus dem Cambiumring schon Organanlagen erkennen lassen. Sie entstehen meist an solchen Stellen, wo infolge der Nachbarschaft der Seitenwurzeln eine regere Cambialtätigkeit eingetreten ist.

Welche Faktoren als eigentliche Ursachen für die Hemmung der Callusbildung im Wasser anzusehen sind, ist ohne weiteres nicht zu entscheiden. Küster (1903, S. 168) vermutet, daß gehinderte Sauerstoffaufnahme wie Transpiration hieran Schuld seien.

Ob dem ersteren Faktor eine erhebliche Bedeutung zukommt, erscheint mir fraglich; denn die Callusbildung an Stecklingen, welche 10 cm tief ins Wasser hinabreichen, ist annähernd so stark wie diejenige an den nur 1 cm tief in das Wasser eintauchenden Stecklingen, welche doch fraglos weit besser mit Sauerstoff versorgt sind. Dagegen macht ein Vergleich dieses Callus mit der Quantität wie Qualität des im dampfgesättigten Raum entstandenen Callus (S. 441) es wahrscheinlich, daß der Mangel an Transpiration der hier hauptsächlich in Betracht kommende Hemmungsfaktor ist.

III. Einfluß der Luftfeuchtigkeit.

Unter den äußeren Faktoren, welche für die Ausgestaltung der Callusgewebe von Bedeutung sind, nimmt der Wassergehalt der umgebenden Luft den ersten Platz ein. Diese Tatsache trat bei der Mehrzahl der im Abschnitt 2 mitgeteilten Versuche nicht in die Erscheinung, da diese im wasserdampfgesättigten Raum angestellt wurden. Die als normal für die Calli der beiden entgegengesetzten Pole beschriebene Gewebeanordnung bezog sich also nur auf diesen Feuchtigkeitsgehalt. Nur einmal war eine andere Luftfeuchtigkeit zur Anwendung gekommen und zwar bei den Versuchen mit seitlicher Wasserzuführung. Hier betrug der Feuchtigkeitsgehalt der Luft nur 90—94 %. Bei dieser Gelegenheit war zu bemerken, daß der apikale Callus am aufrechten, der basale Callus am inversen Stecklinge ein besonders starkes Wachstum aufwiesen. Außerdem erfolgte am apikalen Callus mit dieser Verstärkung des Wachstums ein langsameres Auftreten der Sproßanlagen oder sogar ein Fehlen von solchen. Diese Tatsachen waren nun der Anlaß, den Einfluß der verschiedenen Feuchtigkeitsgrade der Luft auf die Quantität wie Qualität der Callusbildung zu prüfen.

Für die Ausführung dieser Beobachtungen mußte nun eine Art der Versuchsanstellung gewählt werden, welche es ermöglichte, die Stecklinge selbst hinreichend mit Wasser zu versehen, dagegen die Feuchtigkeit der umgebenden Luft in den gewünschten Grenzen zu halten. Als solche wäre die früher beschriebene Einrichtung mit direkter Wasserzuführung angebracht gewesen, welche die gleichzeitige Beobachtung der Callusbildung beider Stecklingspole ermöglicht hätte. Aus praktischen Gründen jedoch mußte bei der Mehrzahl der Versuche hiervon Abstand genommen werden. Denn einmal hätten die betreffenden Trommeln z. T. oben geschlossen

und außerdem mit sehr großen Glocken überdeckt werden müssen, was in Anbetracht der großen Mengen der Versuche kaum durchführbar gewesen wäre.

In den meisten folgenden Versuchen wurden die Stecklinge daher einfach mit einem Ende in Wasser eingestellt. Die infolgedessen eintretende Unterdrückung des Callus an dem betreffenden Stecklingspol übt ja, wie wir früher sahen, auf die Ausbildung des apikalen Callus, welcher hier in erster Linie in Betracht kommt, keinen abändernden Einfluß aus, sondern es tritt höchstens eine Wachstumsförderung ein, die für unsere Versuche nur erwünscht sein konnte. Die unter diesen Bedingungen am invers stehenden Basalcallus auftretenden Veränderungen sind allerdings recht erheblich und beeinflussen daher die Beurteilung der Polaritätsverhältnisse ungünstig. Es mußten daher wenigstens zum Vergleich für die Hauptversuche einige Versuche mit direkter Wasserzuführung angesetzt werden, deren Resultate zur Vervollständigung dienen können.

Für die Mehrzahl der im folgenden angegebenen Versuche wurden je 10 Stecklinge von ca. 20 cm Länge verwendet, von denen sich ein Teil in aufrechter, der andere in inverser Lage befand. Die Stecklinge waren durch die Löcher einer Korkplatte gesteckt, welche einem niedrigen, ca. 10 cm weiten Glaszylinder auflag, in dessen Wasserschicht sie 2 – 3 cm weit eintauchten. Diese Zylinder standen entweder auf Glasplatten oder tiefen Porzellantellern und waren je nach Bedarf mit hohen geschlossenen sogen. Mikroskopglocken oder gleich großen tubulierten Glocken überdeckt. Sie fanden ihren Platz im Wärmezimmer des hiesigen Institutes. Die Mehrzahl der Glocken wurde verdunkelt, nur ein kleiner Teil wurde für das Studium des Lichteinflusses auf die Callusbildung im diffusen Tageslicht gehalten.

a) Callusentwicklung im dampfgesättigten Raume.

Nachdem im vorhergehenden der Einfluß des direkten Wasserkontaktes auf die Callusbildung untersucht war, ist es jetzt das Nächstliegendste, bei der Untersuchung des Einflusses der verschiedenen Feuchtigkeitsgrade der Luft auf diese Vorgänge zuerst mit der vollkommen wasserdampfgesättigten Luft zu beginnen. Schon früher waren an den frei aufgehängten Stecklingen Beobachtungen über die Callusbildung im dampfgesättigten Raum gemacht worden. Es bestand dabei aber der Übelstand, daß die betr. Stecklinge nicht dauernd Wasser zugeführt erhielten, sondern auf das Wasser

angewiesen waren, welches sie vor Beginn des Versuches aufgenommen hatten. Aus diesem Grunde kann es daher nicht auffallen, daß das Bild der Callusentwicklung, welches wir in den folgenden Versuchen erhalten werden, in quantitativer wie qualitativer Beziehung ein anderes sein wird, wie dort beschrieben wurde.

Die mit Stecklingen beschickten Glaszylinder resp. Trommeln wurden für diese Versuche in größere mit Wasser gefüllte Porzellanschalen gestellt und darüber die mit feuchtem Fließpapier ausgeschlagenen Mikroskopglocken von etwas kleinerem Durchmesser wie diese Schalen gesetzt. So war der innere Raum vollkommen gegen die äußere Luft abgeschlossen und man erhielt eine absolut dampfgesättigte Luft. Die Temperatur betrug 26° C.

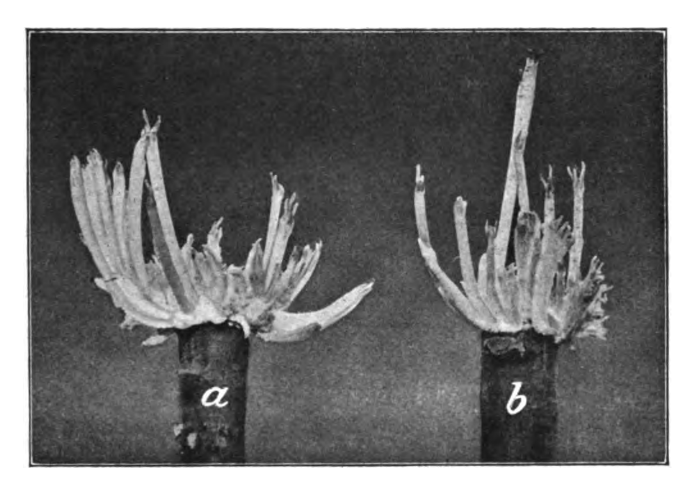


Fig. 25. Apikale Calli von *Populus nigra* im dampfgesättigten Raum nach 4-wöchentlicher Kultur. Natürl. Größe.

Die zuerst bei dieser Art der Behandlung wahrnehmbare Differenz gegen die früheren Versuche bestand in einem äußerst langsamen Wachstum des Callus, welches dann besonders auffiel, wenn die Callusbildung nur eine einseitige war. 14 Tage nach Beginn der Versuche waren die Calluswülste der apikalen Schnittfläche erst 2—3 mm hoch und zeigten nicht das gewöhnliche traubige Aussehen, sondern waren an der Oberfläche mit flockigen, leicht abfallenden Gewebepartien bedeckt. Einige Tage später erschienen gleichzeitig große Mengen von Organanlagen, welche schon sehr früh durch ihre gelbliche bis rötliche Farbe bemerkbar wurden. Diese entwickelten

sich sehr kräftig und schnell weiter und bedeckten bald die ganze Schnittfläche, so daß von dem eigentlichen Callus kaum noch etwas zu sehen war. Diesen Zustand illustriert am besten die vorstehende Photographie (Fig. 25), welche die Callus- und Sproßbildung an zwei im dampfgesättigten Raum kultivierten Stecklingen veranschaulicht. Die Reste der flockigen Callusoberfläche sind nur noch am Fuße der zahlreichen Triebe sichtbar, von denen sie sich durch ihre weiße Farbe abheben. Infolge des gedrängten Auftretens der Sproßanlagen weisen die Triebe häufig starke Verbänderungen auf, so besonders der auf unserer Abbildung dem Bildrande zu gelegene Trieb des Stecklings *a*, aber auch die an der Vorderseite von *b* befindlichen Triebe. Sobald jedoch ein kräftigeres Wachstum der Sprosse einsetzt, pflegen sich diese Verbänderungen schnell in einzelne Triebe aufzulösen, wie dies besonders aus Fig. *a* an der vorher genannten Stelle ersichtlich ist.

Vergleichen wir hiermit das anatomische Aussehen des Callus, so fällt uns von vornherein die starke Entwicklung der hyperhydrischen Gewebe auf, aus denen die makroskopisch erkennbaren leicht abfallenden Flocken bestehen. Diese auch am älteren Wassercallus auftretenden hyperhydrischen Gewebe entstehen entweder durch Hypertrophie der äußeren Zellagen des Callus oder aus einer in den peripheren Schichten befindlichen meristematischen Zone, welche mit größerer oder geringerer Regelmäßigkeit nach außen diese hyperhydrischen Zellen in Reihen abscheidet.

Der nicht hypertrophische Teil des apikalen Callus weist in der Zeit vor Erscheinen der Anlagen meist keine Differenzierungsvorgänge auf. So sind auch einzelne Tracheidengruppen sehr selten während dieses Entwicklungszustandes anzutreffen. Es finden sich solche nur vereinzelt im innersten Teile des Callus in der Nachbarschaft des in den Callus vordringenden Gefäßstranges. Naturgemäß ändert sich dieser Zustand mit dem Erscheinen der Sproßanlagen. Diese entstehen meist an Stellen, an welchen die hyperhydrischen Gewebe schwach entwickelt sind, jedenfalls stets unterhalb dieser, so daß sie gelegentlich auch in ziemlich tiefen Schichten des Callus anzutreffen sind. Sobald diese Sproßanlagen auswachsen, erhalten sie in der früher geschilderten Weise Anschluß an die jüngsten Gefäße des Stecklings resp. an den im Zusammenhang mit diesem stehenden Gefäßstrang des Callus. Im weiteren Verlauf der Entwicklung, welche sich nun in der Hauptsache auf das Auswachsen dieser Sproßanlagen beschränkt, wächst der Callus

nur wenig weiter, sodaß er sogar einige Wochen später an Größe kaum die abgebildeten Exemplare übertrifft. Im Anschluß an die Tracheiden- resp. Tracheensträngе, welche sich an die Sprosse ansetzen, treten allmählich in der Nähe dieser letzteren Gruppen von Tracheiden und später kleinere Holzteile auf, und es entsteht so im apikalen Callus eine ähnliche Differenzierung wie früher geschildert, jedoch von viel geringeren Dimensionen. Überdeckt bleibt der Callus von hyperhydrischen Geweben, welche immer mehr an Mächtigkeit zunehmen.

Die Entwicklung des basalen Callus verläuft im dampfgesättigten Raume ebenfalls äußerst langsam, doch fällt sie meist etwas kräf-

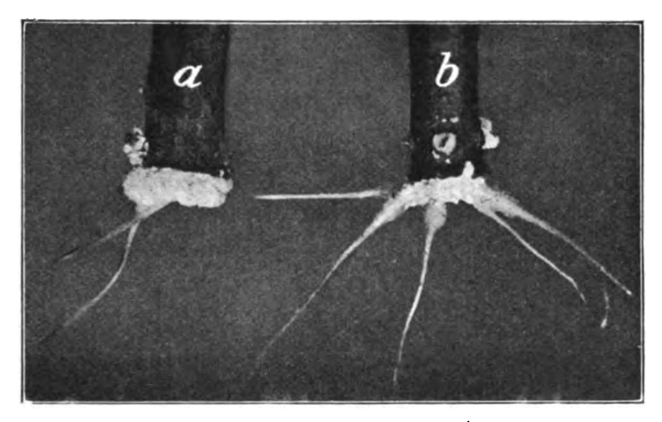


Fig. 26. Basalcalli (mit Wurzeln) der auf Fig. 25 abgebildeten Stecklinge, welche in aufrechter Stellung bei seitlicher Wasserzuführung erzogen wurden. Fig. 26*b* gehört zu 25*a*, Fig. 26*a* gehört zu 25*b*. 100% Luftfeuchtigkeit. *(Populus nigra)*. Natürl. Größe.

tiger aus, wie die des apikalen (s. Fig. 26). Betrachten wir einen basalen Callus, welcher am aufrechten Stecklinge bei Vorhandensein des apikalen Callus entstanden ist, so fällt von vornherein seine regelmäßige Gestalt auf. Dieser entspricht auch seine anatomische Struktur. In den meisten Fällen ist ein typisch gebogenes das Cambium verlängerndes Meristem und ein von diesem gebildeter einheitlicher sichelförmiger Holzteil vorhanden. Außerhalb von diesem befindet sich parenchymatisches Gewebe, welches nicht die geringsten Spuren von Tracheiden oder anderen differenzierten Zellen enthält. Der ganze Callus wird überdeckt von einer Schicht hyperhydrischen Gewebes, das meist aus sehr regelmäßigen paral-

lelen Zellenreihen besteht (Fig. 7) und einem den ganzen Callus lückenlos bedeckenden Meristeme entstammt. Dieses Verhalten veranschaulicht sehr schön Fig. 15 (S. 409)[1]).

Die Wurzelbildung findet an 50 bis 70 % dieser Basalcalli statt, und zwar tritt diese an den kleineren Calli leichter und reichlicher ein, wie an den größeren. Dies mag damit zusammenhängen, daß die im letzteren Falle über dem Calluscambium befindlichen größeren Gewebemengen eine Hemmung auf die Wurzelproduktion ausüben oder auch die in diesem Fall fördernde Wirkung der äußeren Einflüsse abhalten.

Während in der Inverslage Wachstum wie Sproßbildung des apikalen Callus auch im dampfgesättigten Raum eine beträchtliche Hemmung erleidet, findet an der basalen Schnittfläche wieder eine bemerkbare Förderung des Calluswachstums statt, die sich hier allerdings dem schwachen Wachstum entsprechend in viel geringeren Grenzen hält, wie früher (S. 427 ff.) beschrieben wurde. Doch treten auch beim Fehlen des apikalen Callus selten sekundäre Wachstumserscheinungen auf, und es bleibt daher die Gestalt des Basalcallus sowie meist seine innere Struktur regelmäßig[2]). Häufig ist dann allerdings das Callusmeristem stark nach außen gebogen und verläuft nahe der Peripherie; es produziert dann in ähnlicher Weise Sprosse wie dies Fig. 18 zeigt. Doch können die Sproßanlagen gelegentlich auch direkt aus der meristematischen Zone unterhalb der hypertrophischen Zellmassen hervorgehen.

Diese letztgenannte Erscheinung zeigte aufs deutlichste ein invers kultivierter Basalcallus, welcher einige gerade makroskopisch wahrnehmbare Anlagen besaß, als plötzlich in nächster Nähe dieser eine Wurzel erschien. Bei der sofort vorgenommenen mikroskopischen Untersuchung ergab sich, daß die Wurzel aus dem Cambium des normal sichelförmig ausgebildeten Wundholzkörpers ihren Ursprung genommen hatte, während die Sproßanlagen direkt aus dem Meristem hervorgegangen waren, welches die hier sehr stark ausgebildeten hypertrophischen Zellmassen produzierte. Dem gleichen Meristem verdanken auch die Triebe des auf Fig. 31 *a* dargestellten

---

1) Ebenso wie die besprochenen Stecklinge von *Populus nigra* verhalten sich diejenigen von *Populus canadensis* im dampfgesättigten Raume sowohl bezüglich der Callusbildung wie der Sproß- und Wurzelproduktion.

2) Dem häufigen Vorhandensein eines normalen Wundholzkörpers entspricht auch am in versgehaltenen Basalcallus eine relativ häufige, bei ca. 40 % der Stecklinge auftretende Wurzelbildung.

Callus ihren Ursprung. Bei diesem letzteren waren besonders klar die je nach der Größe der Triebe verschieden weit entwickelten Anschlußbahnen zu übersehen, welche die Kommunikation der Triebe mit dem Wundholzkörper vermittelten.

Der vorstehend mitgeteilte Befund zeigt einmal, daß im Basalcallus zwar Wurzeln und Sprosse nebeneinander entstehen können, jedoch nicht aus den gleichen Geweben. Vielmehr ergibt sich, daß diejenigen Meristeme, welche Wurzeln produzieren, hier nicht unmittelbar zur Bildung von Sprossen befähigt sind. Weiter sehen wir aber, daß ein scheinbar einseitig befähigtes hier nur hyperhydrische Gewebe erzeugendes Meristem auch imstande ist Sprosse zu erzeugen, sofern nur die hemmenden Wechselwirkungen ausgeschaltet werden, was in diesem Falle durch Störung der zwischen Apikal- und Basalcallus herrschenden Wechselbeziehungen erreicht wurde (vgl. S. 417). Endlich beweist diese Tatsache wiederum, daß eine jede Calluszelle, sofern sie nicht schon vollkommen hypertrophiert und im Absterben begriffen ist, noch eine Allseitsbefähigung in sich bergen kann.

Ähnlich wie die äußeren Schichten des Cambialcallus verhalten sich auch Mark- wie Rindencallus bezüglich der Produktion hyperhydrischer Gewebe. Doch geht diese besonders beim Marke nicht in so regelmäßiger Weise vor sich wie beim basalen Callus. Die Sproßbildung erfolgt ähnlich wie beim Cambialcallus auch am Markcallus im wasserdampfgesättigten Raum äußerst intensiv; sie tritt unter Beobachtung der früher genannten Kautelen ausnahmslos ein. Auch die Thyllenwucherungen erreichen unter diesen Bedingungen einen recht erheblichen Umfang (vgl. Fig. 15).

Fassen wir schließlich die Hauptmerkmale des im dampfgesättigten Raume erwachsenen Callus zusammen, so bestehen sie in einem geringen Wachstum dieses und starker Produktion hyperhydrischer Gewebe. Hierzu kommt beim apikalen Callus eine sehr starke Sproßbildung, während die Wurzelbildung am Basalcallus ebenfalls relativ häufig ist. Das anatomische Aussehen des Callus entspricht dem früher beschriebenen.

b) Ausbildung des apikalen Callus bei geringerer Luftfeuchtigkeit.

Untersuchen wir nun die Entwicklung des Callus bei einer unter dem Sättigungsgrad der Luft liegenden Feuchtigkeit, so erhalten wir schon äußerlich in der Größe des Callus sowie in seiner

Organbildung vollkommen andere Bilder, wie soeben beschrieben. Um das Folgende nicht zu unübersichtlich erscheinen zu lassen und gleich von vornherein eine klare Anschauung von der verschiedenen Wirkungsweise der einzelnen Luftfeuchtigkeitsgrade zu geben, will ich nur drei besonders typische Fälle der Callusbildung von *Populus nigra* herausgreifen. Aus gleichem Grunde soll auch vorläufig nur die Callusbildung an der apikalen Schnittfläche behandelt werden, während diejenige der basalen später gesondert besprochen wird. Diese drei zu schildernden Fälle beziehen sich auf Feuchtigkeitsgrade von 90—95 %, 85—90 % und 65—70 % bei einer Temperatur von 26° C.

Die in den folgenden Versuchen genannten Prozentzahlen geben die relative Feuchtigkeit der unter den Kulturglocken befindlichen Luft an. Bestimmt wurde diese von Zeit zu Zeit mittels Lambrechtscher Haarhygrometer, welche ihrerseits wieder in kurzen Zeitintervallen mittels Kondensationshygrometer geprüft und event. reguliert wurden. Wie aus den angegebenen Zahlen hervorgeht, schwankt bei jedem Versuch die Luftfeuchtigkeit in gewissen Grenzen, eine größere Konstanz hätte nur bei Anwendung sehr umfangreicher Behälter erreicht werden können, was aber aus praktischen Gründen nicht ausführbar und außerdem auch nicht erforderlich war. Denn es kam ja nicht darauf an zu zeigen, daß nur eine ganz bestimmte Luftfeuchtigkeit die betr. Gewebedifferenzierung bedinge, sondern es handelt sich hier in erster Linie um die Feststellung der Tatsache, daß überhaupt die Gewebedifferenzierung des Callus von der Feuchtigkeit der umgebenden Luft in ganz spezifischer Weise beeinflußt wird, was bisher ja noch nicht bekannt war. Natürlich wurde eine Präzisierung der für die verschiedenen Fälle notwendigen Luftfeuchtigkeit möglichst angestrebt und auch annähernd erreicht.

Die Methodik der Versuchsanstellung war in allgemeinen Zügen ja schon früher besprochen, es erübrigt hier nur auf die bei den einzelnen Versuchen benutzten Modifikationen hinzuweisen. Feuchtigkeitsgrade von 90—95 % wurden erzielt, indem man die mit Stecklingen beschickten Glaszylinder auf trockene Teller brachte und darüber Mikroskopglocken oder tubulierte Glocken mit Wattepfropf deckte. Man erhält dann nach ca. 1 Stunde eine Luftfeuchtigkeit von 90 %, welche im Laufe des Tages und der Nacht nicht höher als 95 % steigt. Am Morgen jedes folgenden Tages hat man nur die Glocke zu lüften und etwaige an dieser oder am Glaszylinder befindliche Taubildung zu entfernen.

Zur Erzielung einer Luftfeuchtigkeit von 85—90 % wurde die Stecklingskultur auf eine Glasplatte gestellt und darüber eine tubulierte Glasglocke gebracht, deren Tubus durch einen recht lockeren Wattepfropf geschlossen war. In der Regel mußte noch durch ein zwischen Glockenrand und Platte eingeschobenes Hölzchen ein kleiner Spalt angebracht werden, der den Zutritt von wenig trockener

Luft ins Innere der Glocke ermöglichte. So gelang es leicht, eine ziemlich konstante Luftfeuchtigkeit von 85—90 % zu erzielen.

Endlich wurden Feuchtigkeitsgrade von 65—70 % durch die gleiche Versuchsanstellung erreicht, nur mit der Modifikation, daß der Wattepfropf im Tubus weggelassen und durch Vergrößerung des Spaltes zwischen Glockenrand und Glasplatte ein stärkerer Luftzutritt ermöglicht wurde. Naturgemäß muß besonders bei dieser letzteren Versuchsanstellung die Luftfeuchtigkeit des Wärmezimmers möglichst konstant und relativ niedrig gehalten werden. Sollten doch größere Schwankungen vorkommen, so muß der Luftzutritt zu den Glocken entsprechend reguliert werden.

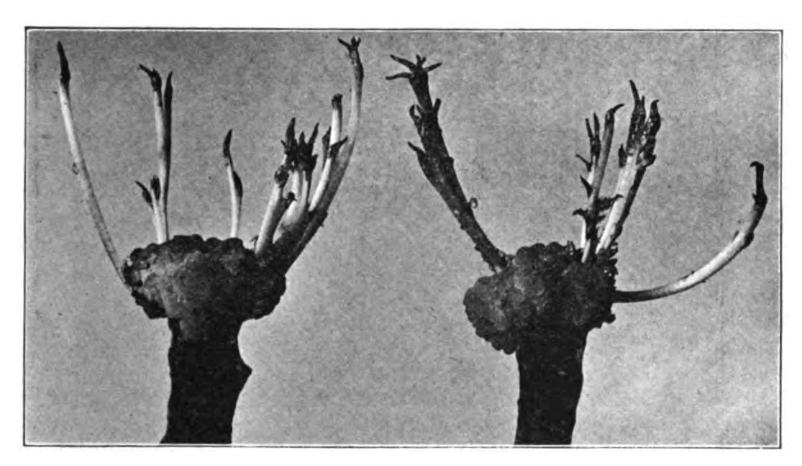


Fig. 27. Apikale Calli von *Populus nigra* nach 4-wöchentlicher Kultur bei 90—95 % Luftfeuchtigkeit. Natürl. Größe.

Vergleichen wir nun den Ausfall der drei Versuche an den Abbildungen 27, 28 und 29, welche die Entwicklung der Calli im Dunkeln nach vierwöchentlicher Versuchsdauer veranschaulichen, so fällt sogleich der große Unterschied in ihrem äußeren Habitus auf. Fig. 27 zeigt den Callus von zwei Stecklingen, wie wir ihn in der Regel bei derartigen Versuchen zu erhalten pflegen. Der Callus stellt eine traubige schneeweiße Masse dar, welche mit einer Reihe aber nicht übermäßig vielen Sprossen besetzt ist. Ein Vergleich mit Fig. 25 zeigt jedenfalls, daß im dampfgesättigten Raum die Sproßentwicklung eine bedeutend stärkere ist, wogegen die Callusbildung selbst dort ja außerordentlich zurücktritt.

Die beiden Calli des folgenden Versuches (Fig. 28) zeigen dagegen eine auffallend kräftige Entwicklung; sie lassen das traubige Wachstum zum Teil sehr schön erkennen, sind aber zum Teil auch von flockigen Zellmassen bedeckt, welche sich an der trockenen Luft schnell bräunten. Dagegen fehlt ihnen vollkommen jegliche Sproßbildung. Gerade diese Tatsache ist von besonderem Interesse, sie zeigt, daß der Callus, sobald es gelingt ihn dauernd im stärksten Wachstum zu erhalten, zeitweise überhaupt die Fähigkeit verliert, Organanlagen zu bilden. Dieser Erfolg kann allerdings nur erzielt werden bei Anwendung einer Luftfeuchtigkeit, die 85 bis höchstens 90 % beträgt. Geht man noch weiter hinauf, so beginnen schon

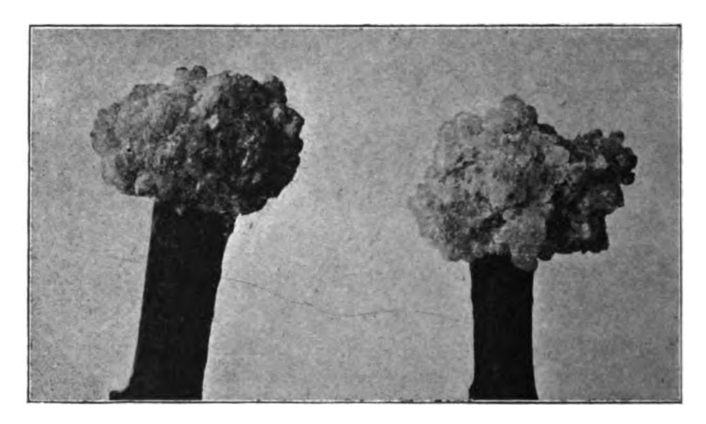


Fig. 28. Apikale Calli von *Populus nigra* nach 4-wöchentlicher Kultur bei 85—90 % Luftfeuchtigkeit. Natürl. Größe.

nach einigen Tagen kleine Sproßanlagen zu erscheinen und man erhält Bilder, wie sie Fig. 27 darstellt. Geht man dagegen mit der Feuchtigkeit etwas weiter hinunter, so wird das Aussehen des Callus flockiger, die äußeren Partien bräunen sich schnell, und es treten bei abnehmendem Wachstum allmählich einzelne Sproßanlagen auf. Es ist also erforderlich, bei der angegebenen Temperatur von 26° C gerade diesen Feuchtigkeitsgrad der Luft anzuwenden, welcher für das Wachstum des Callus das Optimum darstellt, um den beschriebenen eigenartigen Erfolg hervorzurufen. Übrigens kommen kleine individuelle Schwankungen bezüglich dieses Optimums bei den einzelnen Stecklingen vor, doch bewegen sie sich in den angegebenen Grenzen.

Wenden wir uns schließlich dem letzten der drei Versuche zu, welcher bei einer Luftfeuchtigkeit von 65—70 % angestellt wurde. Die untenstehende Abbildung (Fig. 29 *a*) zeigt einen solchen Callus, welcher allerdings bei einer höheren Temperatur erwachsen ist, aber bis auf etwas stärkere Sproßbildung die gleiche Struktur wie bei 26° C zeigt. Besonders fällt hier die regelmäßige Gestalt des Callus auf, welcher kappenförmig die Wundfläche bedeckt und an Größe hinter den Calli der ersten beiden Versuche zurücksteht. Seine Oberfläche ist gebräunt und von runzeligem Aussehen, was beides davon herrührt, daß die peripheren Zellagen vertrocknet sind.

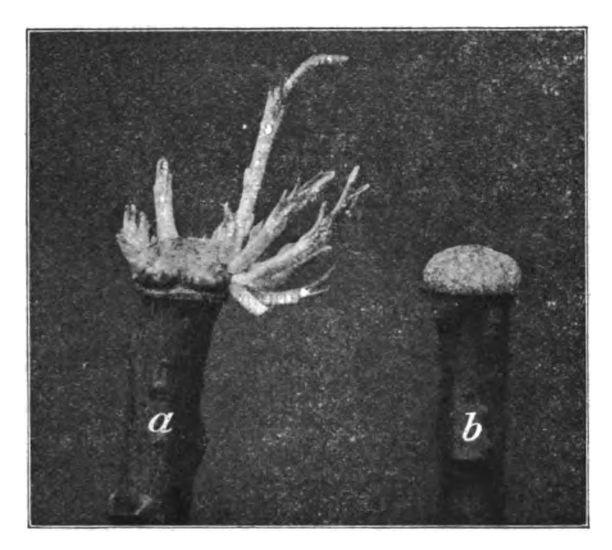


Fig. 29. *a* = apikaler Callus, *b* = basaler, in inverser Lage erzogener Callus von *Populus nigra* nach 4-wöchentlicher Kultur bei 65—70% Luftfeuchtigkeit. Natürl. Größe.

Dagegen haben sich auch hier am Callus der sämtlichen Stecklinge je einige Triebe gebildet. Die geringere Luftfeuchtigkeit drückt also die Mächtigkeit der Callusproduktion stark herab, ohne dagegen die Bildung von Sproßanlagen ganz zu hindern. Eine vollkommene Unterdrückung der Sproßbildung pflegt erst dann einzutreten, wenn bei noch niedrigerer Luftfeuchtigkeit (50—60 %) auch die Callusbildung auf ein Minimum heruntergedrückt wird.

Versucht man nun auf Grund der bisher erhaltenen Resultate die Massenproduktion des Callus an der apikalen Schnittfläche bei den verschiedenen Dampfsättigungsgraden der Luft, aber bei der

gleichen Temperatur (26° C), graphisch zu veranschaulichen, so erhält man eine steil ansteigende aber noch stärker abfallende, eingipfelige Kurve, deren Höhepunkt sich zwischen 85—90 % Luftfeuchtigkeit befindet. Der Beginn der Kurve auf der Abszisse würde bei ca. 50 % Luftfeuchtigkeit liegen. Bis 65 % steigt die Kurve erst ganz langsam, dann aber stärker und von ca. 75 % sehr steil bis zum Optimum an. Von hier fällt sie bis 96 % langsam, dann aber äußerst steil ab, um bei 100 % wieder unweit der Abszisse anzugelangen. (Bei Wasserkontakt würde sie diese dann annähernd berühren.)

Dagegen ergibt eine graphische Darstellung der Sproßproduktion am Callus eine Kurve, die zwei Erhebungen aufweist. Von diesen würde die erste, niedrige zwischen 70 – 80 % liegen und zwar ungefähr auf der gleichen Höhe mit 90—94 %. Dazwischen fällt die Kurve gerade an der Stelle, an welcher diejenige für das Wachstum des Callus ihren Höhepunkt erreicht, steil bis zur Abszisse ab, um dann scharf bis zur zweiten, bei weitem höchsten Erhebung und dem gleichzeitigen Endpunkt der Kurve (bei 100 % L. F.) anzusteigen.

Calluswachstum und Sproßbildung werden also in ganz verschiedener Weise von dem Feuchtigkeitsgrade der Luft beeinflußt. Dies wird verständlich, wenn wir uns vergegenwärtigen, daß das erstere direkt von der Luftfeuchtigkeit, die letztere dagegen von der Wachstumsintensität und der jeweiligen Beschaffenheit des Callus abhängig ist. Denn einmal besteht ein gewisser Antagonismus zwischen der Massenproduktion der Callusgewebe und der Sproßbildung, welcher sich darin äußert, daß bei einem bis zum äußersten Maß gesteigerten Wachstum des Callus die Sproßbildung vollständig unterdrückt wird, während bei starker Herabdrückung der Callusproduktion eine auffällige Förderung der Sproßbildung resultiert.

Allerdings werden bei fast vollkommener Unterdrückung des Calluswachstums auch schließlich keine Sprosse mehr erzeugt, wie dies bei sehr geringer Luftfeuchtigkeit und z. T. im Wasser der Fall ist. Anderseits hängt aber die Sproßbildung auch von dem Zustand der peripheren Schichten des Callus ab. So hemmt z. B. eine starke Korkbildung oder übermäßige Hypertrophie der äußeren Calluspartien die Entstehung von Sproßanlagen.

In ähnlicher Weise, wie für *Populus nigra* beschrieben, gestaltet sich die Kurve für das Calluswachstum von *Populus canadensis*. Ein geringer Unterschied liegt darin, daß ihr höchster Punkt bei

etwas höherer Luftfeuchtigkeit (90—92 %) liegt, und sie demgemäß von dort nach 100 % L. F. hin steiler abfällt. Entsprechend gestaltet sich die Kurve für die Sproßbildung, welche trotz der starken Neigung von *Populus canadensis* zur Sproßproduktion bei ca. 85 bis 92 % L. F. mit der Abszisse zusammenfällt, um dann nach 100 % zu steil anzusteigen. Infolge dieses größeren Spielraumes für ein optimales Wachstum des Callus erhält man auch an *Populus canadensis*-Stecklingen leichter ganz sproßlose Calli, welche dann schließlich die Fähigkeit zur Sproßerzeugung oft vollständig einbüßen. Bei geringerer Luftfeuchtigkeit endlich verhält sich die Callusbildung in der für *Populus nigra* beschriebenen Weise.

Nachdem wir im vorhergehenden den Einfluß des Dampfsättigungsgrades der Luft auf die äußere Gestalt des apikalen Callus kennen gelernt haben, müssen wir uns jetzt dem Studium der unter gleichen Bedingungen eintretenden Gewebedifferenzierung zuwenden. Der Übersichtlichkeit halber beginne ich mit einer Rekapitulation der bei Kultur im dampfgesättigten Raume erhaltenen Resultate. Hier hatten wir gefunden, daß die eigentlichen Differenzierungsvorgänge, wie die Bildung von Tracheidengruppen und -strängen, im jugendlichen Callus einen geringen Raum einnehmen und erst später nach Auswachsen der Sproßanlagen in größerer Menge auftreten, während die hyperhydrischen Gewebe von vornherein eine außerordentlich starke Entwicklung aufweisen.

Diese hyperhydrischen Gewebe schwinden nun vollkommen, wenn man mit der Luftfeuchtigkeit nur wenig hinuntergeht. So tritt an ihre Stelle an dem bei 90—95 % L. F. erwachsenen Callus ein dünnwandiges, epidermisartiges Hautgewebe mit schwach kutinisierten Membranen, wie dies früher beschrieben wurde (S. 362, Fig. 4). Im Innern des fächerartig ausgebreiteten Callus treffen wir einen meist reich verzweigten Gefäßstrang, welcher das gleiche Aussehen besitzt, wie im apikalen Callus der im dampfgesättigten Raum aufgehängten Stecklinge (Fig. 14). Daneben treten in ziemlich großer Menge sowohl einzelne Tracheiden wie kleinere und größere Gruppen von solchen auf, im Zusammenhang mit welchen später größere Holzteile entstehen. Die Entwicklung der Sprosse geht fast ausschließlich in der peripheren, epidermisartigen Zellschicht vor sich (Fig. 5), ihre Angliederung an das Holz des Stecklings geschieht in der früher geschilderten Weise.

Im Gegensatz hierzu zeigt der bei 85—90 % L. F. erwachsene Callus eine bedeutend schwächere Ausdifferenzierung. Ein mehrfach verzweigter Gefäßstrang ist auch hier vorhanden, jedoch schreitet seine Entwicklung trotz der großen Ausdehnung des Callus viel langsamer wie im vorhergehenden Falle vorwärts. Auch die Menge der isolierten Tracheiden sowie der Gruppen dieser Zellen ist eine äußerst geringe und beschränkt sich nur auf die innersten Partien des Callus. Da außerdem infolge des Fehlens der Sprosse die sonst in einiger Mächtigkeit vorhandenen Anschlußbahnen in Wegfall kommen, so treten in diesem Callus die Differenzierungsvorgänge auffällig in den Hintergrund.

Die Gestalt der Oberflächenzellen ist, sofern der Callus das traubige Aussehen zeigt, ähnlich wie im ersten Falle, doch ist auch hier schon eine Tendenz der Zellen erkennbar, sich gegeneinander zu verschieben und so eine weniger zusammenhängende Oberfläche zu bilden. Erscheint jedoch das Äußere des Callus flockig, was leicht bei 85 % und etwas weniger L. F. zu beobachten ist, so tritt das selbständige Wachstum der peripheren Zellen besonders in den seitlichen aus Derivaten der Rinde bestehenden Partien des Callus stärker hervor. Die betreffenden Zellen sind dann von blasen- oder schlauchförmiger Gestalt und oft von bedeutender Größe, sodaß sie hierin zum Teil noch die großen Endzellen der Thyllenwucherungen übertreffen. Im Gegensatz zu den früher beschriebenen hyperhydrischen Zellen runden sich aber die einzelnen Zellen nicht gegeneinander ab, und es bleibt daher ein relativ fester Zusammenhang zwischen den Nachbarzellen gewahrt, sodaß ein wie dort erfolgendes allmähliches Abfallen der Zellen nicht eintritt. Schließlich ist für diese stark wachsende Form des Callus noch das Vorkommen von länglichen eiförmigen Höhlungen zu erwähnen, welche späterhin gelegentlich durch Auswachsen der Randzellen wieder ausgefüllt werden.

Gehen wir endlich zu der anatomischen Ausdifferenzierung des Callus über, welche seine Entwicklung bei 65—70 % L. F. durchläuft, so treten uns hier sehr tiefgehende Unterschiede gegenüber der zuletzt geschilderten Modifikation des Callus entgegen. Diese beruhen in erster Linie auf einer sehr starken Ausbildung der verschiedenen Holzelemente, während das eigentliche Calluswachstum etwas zurücktritt. Äußerlich fällt an diesem Callus bereits in noch jugendlichem Alter die braune Färbung auf, welche bedingt wird durch die an der Peripherie gelegenen gebräunten und zusammen-

getrockneten Zellen. Diese sowie die darunter liegenden noch nicht kollabierten Zellen zeigen die Korkreaktion. Ein Cambium für diese Korkzellen ist anfangs noch nicht vorhanden, sondern bildet sich erst am älteren Callus, wo es dann eine regelmäßige Tätigkeit entfaltet (S. 370).

Schon sehr früh beginnen im Innern dieses Callus kleinere oder größere Komplexe von Holzelementen aufzutreten, welche schnell an Größe zunehmen. Der als Verlängerung der neugebildeten Gefäße des Stecklings auftretende Gefäßstrang ist hier selten

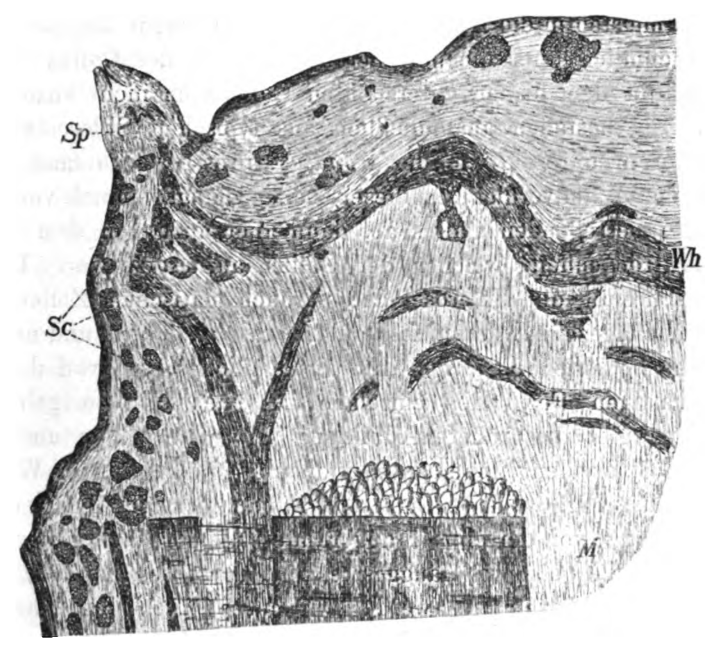


Fig. 30. Längsschnitt durch einen apikalen Callus *(Populus nigra)* nach 4-wöchentlicher Kultur bei 65—70% Luftfeuchtigkeit. *Sc* = Sklereidengruppen, die anderen Bezeichnungen wie früher. 13 mal vergr.

verzweigt und erhält von vornherein eine sehr starke Ausbildung. Da er außerdem meist kompakt und einheitlich entwickelt ist, so nähert er sich im Aussehen stark dem Holzteil des Basalcallus, unterscheidet sich von diesem aber dadurch, daß er wenigstens anfangs zum größten Teil aus Gefäßen besteht. Erscheinen die Sproßanlagen, deren Anlage übrigens in den peripheren Schichten unterhalb der Korklage, welche dann durchbrochen wird, erfolgt, so treten ihre Leitungsbahnen sehr bald in Verbindung mit diesem Gefäßstrang.

Dies Verhalten zeigt die vorstehende Abbildung 30, welche einen Schnitt durch den früher vorgeführten Callus (Fig. 29*a*) darstellt. Der junge Sproß ist durch kräftige Gefäßgruppen mit dem Hauptgefäßstrang verbunden, kommuniziert aber außerdem mit einem weiteren Holzteil, welcher den Callus bandartig durchsetzt und seinerseits wieder an verschiedenen (auf der Abbildung nicht sichtbaren) Stellen an die Verlängerungen des Gefäßzuwachses des Stecklings anschließt. Daneben treten noch verschiedene bandartige und abgerundete isolierte Holzkomplexe auf, welche die innern Partien des Callus in relativ großer Menge erfüllen.

Am meisten in die Augen fallend sind aber runde Zellkomplexe, die vornehmlich über die peripheren Schichten des Callus verteilt sind und in den bisher untersuchten Calli noch nicht anzutreffen waren. Sie bestehen ausschließlich aus typischen Sklereiden, wie sie in der primären Rinde der *Populus*-Sprosse vorkommen. Die Stärke der Wandverdickung dieser Zellen hängt einmal von dem Alter des betreffenden Callus ab, dann aber auch von dem Grade der Lufttrockenheit, welcher der Callus ausgesetzt war. In der Regel schreitet die Sklerose der parenchymatischen Zellen, wie später noch gezeigt werden soll, relativ rasch vorwärts und erreicht bald eine bedeutende Stärke. Ein anschauliches Bild von der verschiedenartigen Form der einzelnen zu einer Gruppe gehörigen Sklereiden gibt die frühere Abbildung 3, welche Zellen aus einer einzelnen Sklereidengruppe aus dem oben abgebildeten, vier Wochen alten Callus (Fig. 30) in mazeriertem Zustande zeigt. Diese weisen alle Übergänge von der einfach abgerundeten, sklerotisch gewordenen Parenchymzelle bis zur langgestreckten Hartbastfaser auf. Auf einige weitere Einzelheiten werden wir noch später eingehen.

An dieser Stelle sollte jedoch in erster Linie das Auftreten dieser Sklereidenkomplexe überhaupt betont und die Abhängigkeit ihres Erscheinens von einer bestimmten, niedrigen Luftfeuchtigkeit gezeigt werden. Es liegt demnach hier der erste Fall vor, wo es uns gelang, die Entstehung einer differenzierten Zelle (sofern wir von den verschiedenen hypertrophischen Zellarten absehen) mit einiger Sicherheit in kausalen Zusammenhang mit bestimmten Außenbedingungen zu bringen.

Das Bild, welches wir bisher von der Wirkungsweise der verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgrade auf die Quantität wie Qualität des an der apikalen Schnittfläche entstehenden Callus erhielten, war

von großer Mannigfaltigkeit. Das anatomische Bild wäre vielfach noch übersichtlicher gewesen, wenn nicht infolge der Sproßproduktion die Bildung von Leitungsbahnen eingeleitet würde, welche die Beurteilung der primären Struktur des Callus erschweren. Indessen lassen sich auch so die Vorgänge mit einiger Sicherheit analysieren. Was zuerst die beiden Hauptphasen des ganzen Prozesses anbetrifft, so überwiegen am apikalen Stecklingspol bei höheren Luftfeuchtigkeitsgraden die eigentliche Callusbildung und die direkten Differenzierungsvorgänge, während bei abnehmender Luftfeuchtigkeit (von 75 % abwärts) eine starke Zunahme der Wundholzbildung mit einer Verringerung des Calluswachstums wahrzunehmen ist.

Im Verlaufe der direkten Differenzierungsvorgänge finden sich zwei qualitativ verschiedene Optima. Das erste, welches für *Populus nigra* bei 90—94 % L. F. liegt, stellt gleichzeitig den Höhepunkt der Tracheidenbildung dar, die wiederum mit abnehmender Luftfeuchtigkeit und steigendem Calluswachstum rapid zurückgeht, um bei ca. 85 % L. F. fast gänzlich zu erlöschen. Bei diesem Feuchtigkeitsgehalt der Luft, dem Optimum des Calluswachstums, liegt das Minimum der Differenzierungsvorgänge, was sich auch in der schwachen Ausbildung der in den Callus vordringenden Gefäßstränge dokumentiert. Dann beginnen bei ca. 80 % L. F. wieder die direkten Zelldifferenzierungen aufzutreten, jetzt aber in der Form von Sklerenchymzellen, während Tracheiden nur vereinzelt anzutreffen sind. Ihr quantitatives Optimum erreicht diese Sklereidenbildung nun sehr schnell zwischen 70—80 % L. F., geht dann aber mit der jetzt stark zunehmenden Wundholzbildung und gleichzeitiger Abnahme der Massenproduktion des Callus wieder zurück, während die Stärke der Sklerose der einzelnen Zellen nun ihren Höhepunkt erreicht.

Was die Abhängigkeit der Callusderivate der Rinde und des Markes von der Luftfeuchtigkeit anbetrifft, so schließen sich diese im allgemeinen der Reaktionsweise des Cambialcallus an. Da der Rindencallus von vornherein stärker zu hypertrophischem Wachstum neigt, so rufen die Luftfeuchtigkeitsgrade, welche ein solches fördern, bei ihm besonders starke Hypertrophien hervor. Ebenso werden auch im Rindencallus entsprechend seiner speziellen Befähigung leichter und bei etwas höherer Luftfeuchtigkeit Sklerenchymzellen gebildet. Das gleiche ist auch beim Callus des Markes der Fall, in welchem Gewebe ja auch normalerweise bei zunehmendem Alter

Gruppen von sklerotischen Zellen auftreten. Die unter dem Schutze des übrigen Callus entstehenden Thyllenwucherungen pflegen sich auch bei niedriger Luftfeuchtigkeit kräftig zu entwickeln. Dies zeigt Fig. 9, welche einen Teil der Thyllenwucherung der Fig. 30 bei stärkerer Vergrößerung darstellt.

c) Ausbildung des basalen Callus bei geringerer Luftfeuchtigkeit.

Nachdem wir im vorhergehenden den spezifischen Einfluß der einzelnen Luftfeuchtigkeitsgrade auf die Entwicklung des apikalen Callus kennen gelernt haben, müssen wir uns nun den gleichen Untersuchungen am basalen Callus zuwenden und hierbei gleichzeitig feststellen, inwieweit die für diesen letzteren als typisch beschriebene Struktur durch die verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgrade alteriert wird. Der Einfluß der dampfgesättigten Luft auf die Differenzierung des basalen Callus war bereits behandelt worden. Es hatte sich dabei herausgestellt, daß bei normaler Lage des Stecklings und beiderseitiger Callusbildung die Ausbildung des Wundholzes in besonders typischer Weise vor sich geht (Fig. 15). Auch die Wurzelproduktion trat in diesem Falle bei einem relativ hohen Prozentsatz der Calli auf.

Selbst bei einseitiger Callusbildung und Inversstellung wurde bei einer großen Anzahl von Stecklingen die Einhaltung der typischen Struktur des Holzteiles und sogar Wurzelbildung beobachtet. Dementsprechend trat auch die Sproßbildung in geringerem Umfange ein. An Größe übertrifft bei beiderseitiger Callusentwicklung der basale Callus den apikalen bei Beginn der Entwicklung meist ein wenig, doch wird auch hier diese Differenz späterhin oftmals ausgeglichen. Nur die Basalcalli der invers in Wasser stehenden Stecklinge zeigen späterhin meist eine nennenswerte Größendifferenz gegen die aufrechten, apikalen Calli (vgl. Fig. 25 und 31 *a*).

Wendet man jedoch eine geringere Luftfeuchtigkeit an, so tritt sofort eine Verschiebung der Größenverhältnisse zugunsten des apikalen Callus ein, und zwar nimmt die nun auftretende Differenz mit abnehmender Luftfeuchtigkeit und steigendem Calluswachstum bis zu dessen Optimum (85—90 % L. F.) immer mehr zu. Diese Sachlage zeigte ein bereits früher angeführter Versuch (S. 402), welcher bei einer Luftfeuchtigkeit von 90—94 % angestellt wurde. Hier überwog nach fünfwöchentlicher Entwicklung der apikale Callus den basalen um das Vier- bis Sechsfache an Größe. Bezüglich

der anatomischen Differenzierung schließen sich diese Basalcalli eng an die Calli der im dampfgesättigten Raum aufgehängten Stecklinge an (S. 408); Wurzeln werden zu einem etwas kleineren Prozentsatz (bis 30 %) wie im dampfgesättigten Raum erzeugt.

Ein anderes Bild jedoch gewähren die Calli, welche bei der gleichen Luftfeuchtigkeit an invers in Wasser eintauchenden Stecklingen entstehen. Es entwickeln sich unter diesen Bedingungen an der basalen Schnittfläche mächtige Calluswucherungen, welche diejenigen der apikalen Schnittfläche der aufrechten Stecklinge erreichen oder sogar übertreffen. Derartige basale Calli haben dann die als typisch angegebene Ausbildung in der äußern Form wie in der innern Differenzierung oftmals vollkommen verloren, wie dies aus der früheren Darlegung und Abbildung 21*a* hervorgeht. Nur





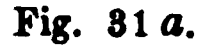


Fig. 31 *a*. Fig. 31 *b*.

Basale Calli von *Populus nigra* nach 4-wöchentlicher Kultur bei einer Luftfeuchtigkeit von 100 % *(a)* und 85—90 % *(b)*. Natürl. Größe.

bestimmte früher besprochene Eigentümlichkeiten in der Anordnung des Wundholzes erinnern daran, daß wir es tatsächlich mit einem basalen Callus zu tun haben (vgl. Fig. 22). Auch Wurzeln werden in diesem Falle nicht mehr gebildet (S. 430).

Geht man nun mit der Luftfeuchtigkeit auf 85—90 % hinunter, so werden die Größendifferenzen des Callus der beiden Stecklingspole noch auffallender. Der apikale Callus übertrifft dann schließlich den basalen oft um das Zehnfache seiner Größe. Selbst der Callus an der basalen Schnittfläche der invers in Wasser stehenden Stecklinge bleibt jetzt bedeutend geringer als derjenige an der apikalen der aufrechten Stecklinge, was aus einem Vergleich der Fig. 28 und 31 *b* hervorgeht. Dabei bleibt auch die äußere

regelmäßige Form des basalen Callus meist erhalten, und es findet unter diesen Bedingungen Sproßbildung fast niemals statt. Ebenso tritt die Produktion von Wurzeln an solchen Calli nicht mehr ein.

Die soeben ermittelte Tatsache, daß bereits eine geringe Verschiebung der Luftfeuchtigkeit von 5—10 % genügt, um eine vollkommene Veränderung der Qualität wie Quantität dieses basalen Callus hervorzurufen, demonstriert besonders überzeugend die große Bedeutung der Luftfeuchtigkeit für die Callusentwicklung. Denn obwohl durch Unterdrückung des apikalen Callus die Möglichkeit zur Sproßbildung, durch Inversstellung diejenige zum gesteigerten Calluswachstum gegeben ist, hängt die Realisierung der beiden Vorgänge erst von dem Vorhandensein einer ganz bestimmten, innerhalb geringer Grenzen gelegenen Luftfeuchtigkeit ab.

Bezüglich der Oberflächendifferenzierung des basalen Callus ist noch nachzuholen, daß diese bei höherer Luftfeuchtigkeit (90 %) in der beschriebenen epidermisartigen Zellanordnung besteht, welche dann bei abnehmender Luftfeuchtigkeit allmählich in eine Korkschicht übergeht, ohne wie beim apikalen Callus bei ca. 85 % L. F. jene flockigen, aus langgestreckten hypertrophischen Zellen bestehenden Gewebemassen zu bilden.

Bei weiter abnehmender Luftfeuchtigkeit schwindet wieder die Größendifferenz der Calli an den beiden entgegengesetzten Schnittflächen, so daß bei 65—70 % L. F. der Unterschied zugunsten des apikalen Callus sehr gering, aber doch stets vorhanden ist. Dies ist noch aus solchen Versuchen zu ersehen, bei denen sich der apikale Callus am aufrechten, der basale am inversen Stecklinge entwickelte, wie dies die Fig. 30 und 32 veranschaulichen. Auf diese Versuche muß ich mich aus praktischen Gründen auch bei der Schilderung der anatomischen Struktur des basalen Callus beschränken, welche letztere hier wieder etwas eingehender behandelt werden muß. Schon äußerlich zeigt dieser Callus eine sehr regelmäßige halbkugelförmige Gestalt, welcher auch die anatomische Struktur entspricht. Betrachten wir diese auf der nebenstehenden Abbildung, so fällt sogleich das stark entwickelte, sichelförmig gestaltete, an den neuen Zuwachs des Stecklings ansetzende Wundholz auf. Es ist mit demjenigen des Markes zu einem einheitlichen Gebilde verschmolzen und überdeckt gleichmäßig die ganze Schnittfläche des alten Holzkörpers. Einzelne isolierte Holzteile treten nur in geringer Menge in den parenchymatischen Geweben innerhalb des neugebildeten Holzteils auf. Sie gehören meist dem aus

dem Marke gebildeten Callus *(MC)* an und stehen zum Teil mit der Wundholzkappe in Verbindung. Die außerhalb dieser letzteren liegenden parenchymatischen Calluspartien sind mäßig stark und nach außen wieder durch mehrere Schichten vertrockneter und verkorkter Zellen begrenzt. Die kräftig entwickelten Sklereidengruppen sind ausschließlich auf die äußern parenchymatischen Schichten des Callus beschränkt, wo sie in relativ großer Anzahl vorhanden sind. Durch diese Anordnung erhalten diese Callusschichten besonders dann, wenn infolge Lichtzutrittes auch ein Ergrünen der Leukoplasten herbeigeführt ist, ganz das Aussehen der primären Rinde.

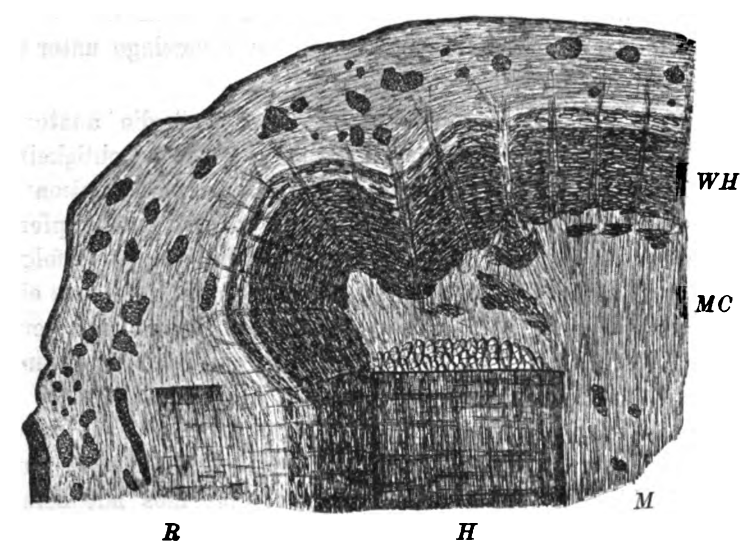


Fig. 32. Längsschnitt durch einen basalen Callus *(Populus nigra)* nach 4-wöchentlicher Kultur in inverser Lage bei 65—70% Luftfeuchtigkeit Bez. wie früher. 13 mal vergr.

Auch auf Schnitten durch sproßlose Stellen des apikalen Callus findet man gelegentlich geschlossene Holzbildungen vor; doch besitzen sie ein anderes Aussehen, wie die des basalen Callus. Man kann sich dies vergegenwärtigen, wenn man auf Fig. 30 den inneren frei endigenden Ast des aus dem Stammzuwachs aufsteigenden Holzstranges bis zum gegenüberliegenden Holzteil verlängert denkt und dann die beiden Anschlüsse für die Sproßanlage hinwegdenkt. Dies sind Verhältnisse, wie sie sich tatsächlich an einer der gezeichneten benach-

barten Stelle des Callus vorfanden. Man erhält dann ein Bild, welches dem des Basalcallus ähnelt. Allerdings ist der apikale Callus vorläufig als solcher stets zu erkennen, einerseits infolge der Natur dieser Holzteile, die hauptsächlich aus Gefäßen bestehen, relativ schmal sind und meist der regelmäßigen parenchymatischen Strahlen (Markstrahlen) entbehren, welche am basalen Callus sehr deutlich hervortreten. Erst der über dem Marke liegende, aus dessen Derivaten entstandene Holzteil schließt sich in seiner Struktur ganz der des basalen Callus an. Außerdem treten die einzelnen Holzteile selten zu einer einheitlichen Platte zusammen, welche die ganze Schnittfläche des Stammholzes wie beim Basalcallus überwölbt. Dies wird beim apikalen Callus schon durch die Produktion der Sprosse verhindert, welche ihrerseits Gefäßanschlüsse erfordern. Der Basalcallus dagegen bildet auch in der Inverslage unter diesen Bedingungen niemals Organanlagen.

Jedenfalls mußte hier betont werden, daß die anatomische Struktur des apikalen Callus bei geringerer Luftfeuchtigkeit eine große Ähnlichkeit mit derjenigen des Basalcallus aufweisen kann, welche denn auch bei Überwallungswülsten an Aststümpfen tatsächlich oft erreicht wird. Während am Basalcallus infolge der äußeren Bedingungen eine Steigerung der Wundholzprozesse eintritt, und hierdurch die auch sonst vorhandene Struktur noch verstärkt wird, tritt am apikalen Callus eine außerordentliche Förderung der sonst schwach entwickelten Holzbildungsprozesse ein.

Unabhängig von innern Bedingungen scheint die Verteilung der Sklereiden zu sein. Wenn sie am basalen Callus auf die äußeren Schichten beschränkt sind, so hängt dies mit dem Vorhandensein des geschlossenen Holzteils zusammen. Kommt ein solcher nicht vor, so kann die Sklereidenbildung relativ weit ins Innere des Callus vordringen und einen prozentisch großen Anteil an diesem überhaupt ausmachen.

Ein nochmaliger Rückblick auf die Ergebnisse dieses letzten Abschnittes, welcher über die Abhängigkeit der Ausbildung des basalen Callus von *Populus nigra* von den genannten Feuchtigkeitsgraden Aufschluß geben sollte, zeigt uns, daß dieser bei zweiseitiger Callusbildung und aufrechter Stellung des Stecklings weniger von der Feuchtigkeit beeinflußt wird, wie dies beim apikalen Callus der Fall war. Zwar ist auch hier die Wachstumsintensität im dampfgesättigten Raum relativ niedrig und nimmt bei Verringerung der

Luftfeuchtigkeit bis zu 90 % zu, um dann wiederum abzufallen, doch bleibt sie weit hinter der Wachstumssteigerung des apikalen Callus zurück. Auch die Wundholzbildung erfährt mit abnehmender Luftfeuchtigkeit eine bedeutende Förderung. Aber die Schwankungen sind geringer und bewegen sich in bestimmten Bahnen. Jedenfalls bleibt die als typisch beschriebene Struktur des basalen Callus bestehen und wird nicht durch andere Wachstumsprozesse gestört.

Wird jedoch durch Unterdrückung des apikalen Callus die Hemmung der Sproßbildung und durch gleichzeitige Inversstellung diejenige des Calluswachstums aufgehoben, so zeigt sich nun der Einfluß der Luftfeuchtigkeit um vieles deutlicher. Wir erhalten für das Calluswachstum ein starkes Optimum zwischen 90—94 % L. F. und gleichzeitig ein solches für die Sproßbildung. Bei einer Luftfeuchtigkeit von 85—90 % jedoch, bei welcher der apikale Callus sein kräftigstes Wachstum entfaltet, geht dasjenige des basalen Callus stark zurück, indem auch die Sproßbildung nahezu verschwindet. Gleichzeitig mit der genannten Steigerung des Wachstums erfolgt auch eine Störung der Struktur des Callus, welche bei 90—94 % L. F. die größte Annäherung an die des apikalen Callus erreicht, um bei niedriger werdender Luftfeuchtigkeit wieder mehr und mehr zur normalen Wundholzbildung überzugehen. — Die Wurzelbildung am basalen Callus fällt in der Luft bedeutend schwächer wie im Wasser aus. Zwar ist sie im dampfgesättigten Raum noch relativ häufig, nimmt aber mit fallender Luftfeuchtigkeit rapide ab, sodaß bereits bei einer solchen von 85 % Wurzeln überhaupt nicht mehr produziert werden.

Der basale Callus von *Populus canadensis* verhält sich im allgemeinen ähnlich wie derjenige von *Populus nigra*, jedoch tritt hier die Polarität etwas stärker hervor. Dies gibt sich schon dadurch zu erkennen, daß die Wundholzbildung auch durch eine besonders günstige Kombination der äußeren Faktoren (einseitige Callusbildung, Inversstellung und entsprechende Luftfeuchtigkeit) weniger alteriert wird. Zwar weist auch das Wachstum dieses Basalcallus zwischen 90—95 % L. F. ein starkes Optimum auf, doch bleibt seine äußere Form regelmäßig; ebenso ist oberhalb der Schnittfläche stets eine typische kleine Wundholzsichel vorhanden. Sproßbildung ist jedoch in diesem Falle niemals zu beobachten.

d) Einfluß eines Wechsels der Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung des Callus.

Während sich die bisherigen Versuche auf eine nahezu konstante, nur innerhalb ganz geringer Grenzen schwankende Luftfeuchtigkeit bezogen, soll im folgenden festgestellt werden, in welcher Weise eine im Verlaufe der Entwicklung des Callus erfolgende Veränderung der Luftfeuchtigkeit seine Ausbildung beeinflußt. Obwohl die diesbezüglichen Versuche noch nicht abgeschlossen sind, so mögen doch bereits eine Reihe derselben hier mitgeteilt werden, welche sich auf den Callus der apikalen Schnittfläche beziehen.

Schon früher war gelegentlich der Schilderung der sproßfreien Modifikation des apikalen Callus von *Populus nigra* gesagt worden, daß diese nur dann erhalten werden kann, wenn sich die Luftfeuchtigkeit zwischen 85—90 % bewegt. Dies läßt sich nun leicht bei der Kultur in dem früher erwähnten Kasten zeigen, dessen Luftfeuchtigkeit man sehr gut innerhalb dieser Grenzen halten kann. Läßt man hier durch Hemmung des Luftzutrittes die Luftfeuchtigkeit wenige Prozente über 90 % ansteigen, so gewahrt man 2—3 Tage später bei der Mehrzahl der Calli das Auftreten von Sproßanlagen zusammen mit einer Verminderung des Calluswachstums. Versetzt man andererseits apikale Calli, welche sich in einer Luftfeuchtigkeit von 94 % befanden und hier gerade begannen, Sproßanlagen zu bilden, in eine Luftfeuchtigkeit von etwas unter 90 %, so bemerkt man schon nach einigen Tagen eine Hemmung der Entwicklung der Sproßanlagen und eine gleichzeitige Förderung des Calluswachstums. Dies letztere nimmt in der Folge so stark zu, daß ein Teil der Anlagen vom Callus überwachsen wird. — Kleine individuelle Verschiedenheiten, welche durch eine geringere Befähigung zur Callusproduktion und daher leichter einsetzende Sproßbildung bedingt sind, treten übrigens in geringem Umfange zwischen den Stecklingen auf. Doch halten sie sich innerhalb enger Grenzen und stören daher den Ausfall der Versuche nicht.

Ein anderer Vorgang, welcher sich besonders klar durch einen Wechsel der Luftfeuchtigkeit demonstrieren läßt, ist die Bildung von sklerenchymatischen Zellen. Überträgt man apikale Calli von *Populus nigra*, welche sich bei einer Luftfeuchtigkeit von 90 % befanden, in Glocken, welche eine solche von 78—80 % aufweisen, so kann man schon nach sechs Tagen bei einer Reihe der Calli das Auftreten von Gruppen vorerst noch dünnwandiger sklerenchy-

matischer Zellen (vgl. Fig. 2), meist in den peripheren Schichten, beobachten. Einige Tage später zeigen alle Calli auch in tieferen Schichten Sklerenchymgruppen, deren Wände bereits etwas stärker verdickt sind. Doch bilden sich unter diesen Bedingungen meist nicht so typische Sklereiden aus, wie früher beschrieben (Fig. 3), sondern die betr. Zellen bleiben relativ dünnwandig und von kurzer, den Parenchymzellen ähnelnder Form.

Versetzt man jedoch die bisher bei 90 % L. F. kultivierten Calli direkt in eine Luftfeuchtigkeit von nur 60 %, und womöglich in eine höhere Temperatur (ca. 32 ° C.), so erhält man schon nach drei Tagen in vielen Calli typische Sklereidengruppen. Nach vier Tagen sind solche überall in größerer Menge vorhanden und weisen bereits eine sehr starke Verdickung der Zellwände auf. Es genügt also die kurze Zeit von vier Tagen, um die Bildung dieser typischen Sklereiden zu veranlassen. Ob übrigens die Verteilung der Sklereidengruppen im Callus ebenfalls durch die Außenbedingungen reguliert wird, konnte bisher nicht festgestellt werden. — Bei dieser Gelegenheit muß noch erwähnt werden, daß im Innern von älteren (6—8 Wochen alten), bei ca. 90 % L. F. kultivierten Calli, besonders wenn diese an sehr schiefen Schnittflächen entstanden sind, zuweilen größere Komplexe dünnwandiger und großlumiger sklerenchymatischer Zellen anzutreffen sind. Der Grund ihres Auftretens war bisher nicht zu ermitteln.

Naturgemäß treten bei längerem Verweilen in trockener Luft am Callus auch die anderen früher für die betr. Bedingungen beschriebenen Eigentümlichkeiten auf, so die Korkbildung an seiner Oberfläche und die Zunahme der Wundholzbildung im Innern.

IV. Einfluß der Temperatur.

Wie auf alle andern Wachstumsvorgänge so hat auch auf die Callusbildung die Temperatur des umgebenden Mediums einen starken Einfluß. Wir brauchten ihrer nicht ausführlich Erwähnung zu tun und könnten uns etwa lediglich auf die Feststellung der optimalen Temperatur für die Callusbildung beschränken, wenn dieser Prozeß nicht so komplizierter Natur wäre, und eigentlich aus mehreren nebeneinander herlaufenden Teilprozessen bestände. Das Vorhandensein dieser verlangt es aber, wie bei der Prüfung des Einflusses der früher angeführten Faktoren, auch bei der Temperaturwirkung die Hauptvorgänge dieses Prozesses, nämlich die eigentliche Callusbildung, die Organbildung und die Differen-

zierungsvorgänge im einzelnen zu verfolgen. Denn es war keineswegs selbstverständlich, daß gerade durch die Temperatur diese Vorgänge stets in gleicher Richtnng und Intensität beeinflußt würden.

Bei allen bisher zitierten Versuchen war die Wirkung des Wärmegrades auf den Verlauf des Prozesses noch nicht in Frage gekommen; wir hatten uns eines einheitlichen Wärmegrades bedient, der sich ganz besonders günstig für die Callusbildung erwiesen hatte. Dieser betrug je nach der Aufstellung der Versuche 25° oder 26° C. Im nachstehenden haben wir nun den Verlauf der Callusbildung bei noch anderen Wärmegraden aber sonst konstanten Außenbedingungen zu prüfen.

Die folgende Versuchsserie wird zunächst lediglich eine quantitative Verschiebung der Callusproduktion infolge der Temperaturverschiedenheit zeigen. Sie schließt sich an die zu Beginn dieser Arbeit geschilderten Versuche an, bei denen es sich um Stecklinge handelte, welche frei im dampfgesättigten Raume aufgehängt waren, und an beiden Schnittflächen Callus produzierten. Die Temperatur bei diesem Versuch betrug 25° C. Gleichzeitig wurden aber noch zwei andere Versuche angestellt, von welchen der eine seinen Platz im Schranke des Wärmezimmers bei 32° C. erhielt, während der andere in einem kühleren Raume bei 14—18° C. aufgestellt wurde[1]). Der Hauptunterschied zwischen den einzelnen Versuchen liegt naturgemäß in dem verschieden schnellen Wachstum der Calli. So begann bei 32° C. die Callusentwicklung nach 3 Tagen, bei 25° C. nach 4 und bei 14—18° C. erst nach 8 Tagen. In einem entsprechenden Tempo vollzog sich auch das weitere Wachstum. Während die Calli bei 32 und 25° C. nach 28 Tagen durchschnittlich die auf Fig. 12 angegebene Größe erreicht hatten, blieben die bei 14—18° C. kultivierten Calli weit hinter den ersteren zurück. Von den letzteren hatten nach 64-tägiger Kultur die Basalcalli eine Höhe von 5 mm erreicht, während die apikalen Calli, welche sehr unregelmäßig gewachsen waren, an den bestentwickelten Stellen 2 bis 3 mm Höhe aufwiesen. Es blieb also das stärkere Wachstum des basalen Callus, welches bei wärmerer Kultur meist nach Ablauf der ersten drei Wochen wieder ausgeglichen oder sogar in das Gegenteil verschoben wurde, hier bis zum Ende der Versuche bestehen.

1) Diese Inkonstanz der Temperatur war nicht zu umgehen, wenn man nicht überhaupt auf diese Versuche hätte verzichten wollen. Sie fällt weniger ins Gewicht, da bei niedrigerer Temperatur solche Schwankungen von viel geringerer Bedeutung sind, als kleine Differenzen bei höheren Temperaturgraden, die um das Optimum herum liegen.

Analog dieser Wachstumsdifferenz bestanden zwischen den warm und kalt kultivierten Stecklingen auch Unterschiede in der Schnelligkeit der Sproßbildung am apikalen Callus. Diese letztere nahm bei den kalt kultivierten Stecklingen fast die dreifache Zeit in Anspruch, wie bei den warm kultivierten, von denen diejenigen, welche ihre Entwickelung bei 32° C. durchmachten, den übrigen nur wenige Tage im Erscheinen der Sprosse vorauseilten. Außerdem findet aber mit zunehmender Temperatur eine quantitativ stärkere Produktion von Sprossen am Callus statt. Dies war bereits bei den letzten Versuchen zu bemerken, geht aber noch klarer aus Versuchen hervor, bei denen die mit dem Basalpol in Wasser eintauchtenden Stecklinge im dampfgesättigten Raum gehalten wurden. Auf diese Weise wird, wie früher gezeigt, die Callusbildung außerordentlich herabgedrückt, bei gleichzeitiger Förderung der Sproßbildung, welche nun außerordentlich regelmäßig einsetzt (S. 440). — Von dieser letzteren Eigenschaft kann man dann Gebrauch machen, wenn es sich darum handelt, den Einfluß gewisser Faktoren auf die Schnelligkeit des Erscheinens der Sproßanlagen am Callus festzustellen, so z. B. hier den der Temperatur, aber auch den der Winterruhe. Für diese letztere hatte ich früher (1904, S. 29) angegeben, daß sie einen stark verzögernden Einfluß auf die Sproßbildung am Callus ausübt. Die betr. Versuche waren damals bei einer Luftfeuchtigkeit von 90—94 % vorgenommen, bei welcher, wie später festgestellt wurde und aus dem Vorhergehenden leicht zu ersehen ist, keine Regelmäßigkeit im Erscheinen der Sprosse herrscht. Eine Reihe von Versuchen, welche seitdem zu den verschiedenen Jahreszeiten im dampfgesättigten Raum angestellt wurden, zeigte nun, daß eine Beeinflussung der Sproßbildung am Callus (des Cambiums wie des Markes) durch die Winterruhe nicht eintritt, sondern daß diese — vom Erscheinen des Callus an gerechnet — während der verschiedenen Vegetationsphasen stets in annähernd gleicher Schnelligkeit erfolgt. Dies mag zur Richtigstellung des früher Gesagten genügen.

Gehen wir nun zu den Versuchen über, welche sich auf die Schnelligkeit der Sproßproduktion beziehen und bei 14—18° C., 26° C. und 32° C. angestellt wurden. Nach 5-wöchentlicher Versuchsdauer zeigten die Stecklinge bei 18° C. am apikalen Callus jugendliche Sproßanlagen, jedoch in sehr geringer Anzahl; ihre Weiterentwicklung ging sehr langsam vor sich. An den Calli der bei 26° kultivierten Stecklinge erschienen die Sproßanlagen in re-

lativ großer Menge nach 21 Tagen und entwickelten sich schnell weiter, wie dies Fig. 25 zeigt. Noch etwas schneller bildeten die bei 32° gehaltenen Calli Sprosse. Hier erschienen sie in großer Menge schon nach 17 Tagen, und wenige Tage später war bereits die ganze Schnittfläche derartig von Sprossen überdeckt, daß von dem eigentlichen Callus nichts mehr zu sehen war[1]).

Da eine Abbildung dieser letzteren Calli nicht vorhanden ist, führe ich zur Illustration des Gesagten noch einen weiteren Versuch an. Er betrifft apikale Calli, welche bei ca. 94 % L. F. erwuchsen,

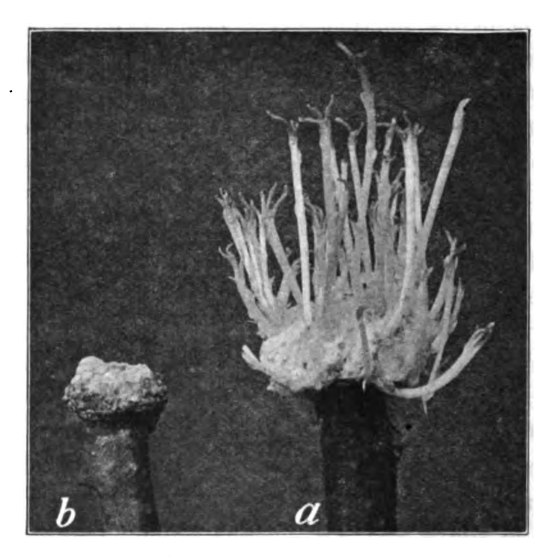


Fig. 33. Calli von *Populus nigra* nach 4-wöchentlicher Kultur bei ca. 94 % Luftfeuchtigkeit und 32° C. *b* = basaler, in inverser Lage erzogener Callus, *a* = apikaler Callus. Natürl. Größe.

also unter Bedingungen, welche eine kräftige Callusbildung neben mäßig starker Sproßproduktion ermöglichen. Die bei einer Temperatur von 26° C. erzogenen Calli wurden schon früher besprochen; Fig. 27 zeigt sie nach 4-wöchentlicher Entwicklung. Eine Probe des hierzu bei 32° C. angesetzten Parallelversuches nach gleicher

1) Übrigens möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß man gelegentlich Stecklinge findet, welche selbst unter diesen günstigsten Bedingungen niemals zur Sproßbildung schreiten und nur Spuren von Callus produzieren. Es ist dies vermutlich durch innere ungünstige Verhältnisse, in erster Linie wohl durch ungenügenden Vorrat an Reservestoffen zu erklären.

Entwickelungsdauer gibt die vorstehende Abbildung 38. Hier fällt ohne weiteres der Unterschied in der Sproßbildung auf, welchen sämtliche Stecklinge in gleicher Stärke zeigten. Auch diese letzteren Calli sind trotz ihres großen Umfanges so stark mit Sprossen bedeckt, daß das eigentliche Callusgewebe nur an einzelnen Stellen sichtbar wird. Der Umfang der apikalen Calli der beiden Parallelversuche war annähernd gleich groß.

Dagegen zeigten die Basalcalli unter gleichen Bedingungen am inversen Steckling in dieser letzteren Hinsicht ziemlich bedeutende Differenzen. Denn der bei 32° erwachsene Callus blieb hinter dem bei 26° kultivierten an Größe erheblich zurück und unterschied sich von diesem durch seine regelmäßige Gestalt. Dann aber produzierte er auch in den seltensten Fällen Sprosse, was bei 26° C. doch die Regel war (S. 456).

Da es einigermaßen schwierig ist, bei verschiedener Temperatur annähernd gleiche Luftfeuchtigkeitsgrade unter den Kulturglocken herzustellen, so wurden diese Vergleichskulturen nur in beschränkter Anzahl angesetzt, zumal sie keine Aussicht auf weitere nennenswerte Erfolge boten. Zu erwähnen ist noch, daß bei höherer Temperatur (32° C.) und geringerer Luftfeuchtigkeit (65—70 %) die Callusbildung quantitativ gleich derjenigen bei 26° C. ausfällt. Dagegen ist auch in diesem Fall eine Steigerung der Sproßbildung am apikalen Callus zu beobachten.

Überblicken wir schließlich die Wirkung der höheren Temperaturgrade im Gegensatz zu den niedrigen noch einmal, so können wir sagen, daß diese, abgesehen von der größern Schnelligkeit in der Entstehung des Callus, hauptsächlich in der Verstärkung der Sproßproduktion besteht. Diese gesteigerte Sproßproduktion beruht nun nicht allein auf einer vermehrten Entstehung von Anlagen, sondern besonders auf einem gleichmäßigeren Auswachsen dieser. Denn man kann meist beobachten, daß in diesem Falle nicht soviele Anlagen korrelativ durch die schon wachsenden Sprosse in der Weiterentwicklung gehemmt werden, wie dies bei niedriger Temperatur der Fall ist.

V. Einfluß des Lichtes.

Da diese Untersuchungen wesentlich neues über den Einfluß des Lichtes auf die Callusbildung nicht bringen können, beschränke ich mich hauptsächlich auf eine Wiedergabe der Resultate der früher genannten Autoren sowie auf ihre Ergänzung. Die Haupt-

wirkung, welche das Licht auf den im Wachstum begriffenen Callus ausübt, besteht im Ergrünen desselben (vgl. Küster, 1903, S. 168). Die Chlorophyllbildung geht aber auch bei dem Callus vor sich, welcher infolge trockener Kultur sich schon frühzeitig mit einer Schicht gebräunter und verkorkter Zellen bedeckt hat. Allerdings pflegen dann die Chloroplasten kleiner und weniger intensiv gefärbt, aber doch in relativ großer Menge vorhanden zu sein. Ebenso tritt auch bei hinreichender Beleuchtung allmählich ein kräftiges Ergrünen der peripheren Partien des Callus ein, welcher sich von Beginn seiner Entwicklung an unter Wasser befindet.

Dagegen entwickelt sich in Dunkelkulturen der Callus vielfach reichlicher wie im Licht (Küster, a. a. O.). Ich kann noch hinzufügen, daß diese hemmende Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung des Callus bei verschiedenen Luftfeuchtigkeitsgraden konstatiert werden konnte. Bei stärkerem Wachstum fällt diese Hemmung naturgemäß stärker in die Augen wie bei schwachem Wachstum, ist aber auch hier stets wahrnehmbar. Ob jedoch die stärkere Callusentwicklung im Dunkeln, wie Küster annimmt, auf den gesteigerten Feuchtigkeitsgehalt der Luft zurückzuführen ist, erscheint schon nach unsern Erfahrungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit recht zweifelhaft. Denn nach ihnen müßte, wenn Küsters Annahme zuträfe, oberhalb von 90 % Luftfeuchtigkeit ein Kleiner-, nicht aber ein Größerwerden des Callus im Dunkeln gegenüber dem im Licht befindlichen eintreten, was aber nicht der Fall ist. Überdies zeigten auch in einer Reihe von Parallelkulturen, welche im Hinblick hierauf bei annähernd gleicher Luftfeuchtigkeit im Dunkeln und im Licht angestellt wurden, jedesmal die im Licht erwachsenen Calli eine wesentliche Hemmung. Auch besteht eigentlich kein Anlaß, einen direkten hemmenden Einfluß des Lichtes hier nicht annehmen zn wollen, zumal ein solcher in vielen andern Fällen doch bereits bekannt ist (vgl. Pfeffer 1904, S. 106).

Der hemmende Einfluß des Lichtes bringt es auch mit sich, daß selbst bei einer Luftfeuchtigkeit, welche im Dunkeln ein optimales Calluswachstum und Ausbleiben der Sproßbildung bedingt, am Callus doch Sprosse entstehen. Diese Sproßbildung ist dann also nicht etwa direkt durch die Beleuchtung induziert, wie Wiesner (1892, S. 112 Anm.) dies für die Sproßbildung an der apikalen Schnittfläche von *Taraxacum*-Wurzeln anzunehmen scheint, sondern tritt erst indirekt infolge der Hemmung des Calluswachstums ein,

welches ja stets eine Sproßbildung bedingt. Es übt demnach das Licht auf die Schnelligkeit, sowie die Größe der Sproßproduktion nicht den geringsten Einfluß aus (vgl. auch Tittmann 1894, S. 192). — Irgend ein Einfluß des Lichtes auf die innere Differenzierung des Callusgewebes konnte bei den verschiedenen Versuchen niemals gefunden werden.

VI. Ätherwirkung.

Schließlich soll noch einiger Ätherversuche gedacht werden, welche gleich zu Beginn dieser Untersuchungen angestellt wurden, um einen Einblick in die Beziehungen zwischen der Massenproduktion des Callus und der Sproßbildung zu erhalten. Denn es war zu erwarten, daß es durch Anwendung richtig gewählter Ätherdosen gelingen würde, das Calluswachstum stark herabzudrücken. Fraglich dagegen war es, wie sich hierbei die Reproduktionsprozesse verhalten würden. Konnte doch gelegentlich früherer Studien (1904, S. 129) nachgewiesen werden, daß dekapitierte Wurzeln bei Darreichung maximaler Ätherdosen das Längenwachstum fast ganz sistieren, während die Regeneration der Spitze mit fast gleicher Schnelligkeit wie sonst vor sich geht. Es liefen also unter diesen Bedingungen beide Wachstumsvorgänge nicht in gleicher Intensität nebeneinander her.

In ähnlicher Weise hätten auch die Reproduktionsvorgänge am Callus beeinflußt werden können, und es boten daher die Ätherversuche Aussicht auf Lösung der eingangs gestellten Frage. Später erfolgte dies allerdings bequemer und beweiskräftiger durch die Versuche im dampfgesättigten Raume, welche bei relativ geringer Callusbildung eine äußerst starke Sproßbildung ergaben und so zeigten, daß beide Prozesse nicht parallel verlaufen, sondern sogar in einem gewissen Gegensatz zueinander stehen. Trotzdem sollen die Resultate der Ätherversuche genannt werden, da sie die eigenartige Wirkung des Äthers auf die Callusbildung veranschaulichen können.

Die Versuche wurden in der Art angestellt, daß die Ätherlösung in das Kulturgefäß der Stecklinge gebracht wurde, dann dieses auf eine Glasplatte gestellt und auf letztere eine Mikroskopglocke mit abgeschliffenem eingefetteten Rand aufgesetzt wurde. So blieb der verdunstende Äther innerhalb der Glocke, und die Ätherdampfspannung in dieser blieb im weiteren Verlaufe des Versuches ungefähr gleich. Ein kleiner Übelstand lag darin, daß der Feuchtigkeitsgrad der Luft innerhalb der Glocke ein relativ hoher

war. Er mag ca. 95 % betragen haben, wenn man nach gleichzeitigen Parallelversuchen ohne Ätherzugabe schließen will. So lag stets eine Kombinationswirkung der betr. Äthergabe und dieses Feuchtigkeitsgrades vor, was schließlich aber nicht störte, da bei dem betr. Feuchtigkeitsgrad ja immer noch sehr reichlich Callus erzeugt wird.

Da es nur darauf ankam, die Wirkung maximaler Atherdosen kennen zu lernen, führe ich nur einen Versuch an, bei welchem eine solche zur Anwendung kam. Die in diesem Fall verwendete Ätherlösung (1 l) im Kulturgefäß war einprozentig; bei höherer Konzentration trat Callusbildung nicht mehr ein. Unter diesen Bedingungen erschien der Callus annähernd mit der gleichen Schnelligkeit wie unter normalen Bedingungen, wuchs aber so langsam weiter, daß nach 14 Tagen der aus dem Cambium enstandene Callusring erst 1 mm hoch und breit war. Die apikalen Calli hatten trotz ihrer geringen Größe sämtlich je einige Sproßanlagen gebildet, welche zum Teil schon mit bloßem Auge erkennbar waren. Das Mark war in der Regel an der Callusbildung beteiligt, wenn auch in entsprechend geringerem Maße; ebenso das Holzparenchym. Dagegen zeigte die Rinde keine Neubildung, sondern war an der Oberfläche abgestorben. Erst bei schwächeren Ätherdosen produzierte sie gleichfalls Callus.

Die Oberfläche von Cambial- und Markcallus bestand aus sehr großen hypertrophischen Zellen, während die Zellen im Innern normales Aussehen besaßen. Alle parenchymatischen Gewebe von beiden Calli waren außerordentlich stark mit Drusen von Kalkoxalat erfüllt. Während der Markcallus keine Ausdifferenzierung aufwies, war eine solche am Cambialcallus stets vorhanden. In der Regel bildet sich am apikalen Callus quer über dem Cambium ein kleiner, unregelmäßiger Komplex von Tracheiden, der einerseits durch schmale Tracheidenstränge an den Holzteil des Stecklings ansetzte und andererseits mit den Sproßanlagen in Verbindung trat. Erst später entstand auf der Außenseite dieser Tracheiden ein Meristem, welches Holzelemente erzeugte.

Abschnitt 4. Schlußbetrachtungen.

Die Menge der Einzelheiten, welche in den vorhergehenden Kapiteln mitgeteilt wurden, macht es am Schlusse dieser Arbeit

notwendig, einen Rückblick zu halten, und die wesentlichsten Erscheinungen schärfer hervorzuheben. Den Ausgangspunkt dieser Untersuchungen bildete ja die Frage, in welcher Weise allseitsbefähigte embryonale Zellmassen in ihrer Ausdifferenzierung von verschiedenen Außenfaktoren beeinflußt werden. Aber wie ein jeder in der Entwicklung begriffene Zellkomplex seine Fähigkeiten nicht gleichmäßig frei entfaltet, sondern unter dem dirigierenden Einfluß des bereits differenzierten steht, und daher nur gewisse Potenzen realisieren kann, während andere latent bleiben, so ist auch der aus dem Cambium entstehende Callus keine völlig indifferente Zellmasse. Seine Differenzierung wird vielmehr, von Beginn der Entwicklung an, durch die im Steckling herrschenden Wechselbeziehungen in bestimmte Bahnen gelenkt, welche je nach dem Ort und der Lage des Callus am Stecklinge eine besondere Richtung einschlagen.

Unter den Wechselbeziehungen, welche in dieser Art die Ausbildung des Callus dirigieren, sind diejenigen die bemerkenswertesten, welche durch die polare Struktur des Stecklings bedingt sind und in der Verteilung der Organproduktion ihren Ausdruck finden. Diese vermögen naturgemäß nur dann vollkommen rein zur Geltung zu kommen, wenn ihrer gleichmäßigen Ausbreitung durch den betr. Sproßabschnitt hindurch keine Hindernisse entgegentreten. Solche Hemmnisse können direkter Natur sein und etwa in einer mechanischen Unterbrechung der für die Reizleitung in Betracht kommenden Gewebe bestehen. Sie können aber auch auf indirektem Wege erfolgen, z. B. dann, wenn durch lokalisierte Einwirkung von bestimmten Außenbedingungen die Neubildungstätigkeit an einer Stelle des Stecklings unterdrückt resp. an einer andern gefördert wird, und hierdurch ebenfalls das bisherige korrelative Walten im Steckling eine Störung erleidet. Die Reaktionen, welche man in beiden Fällen erhält, werden darin von der Normalen abweichen, daß gewisse Hemmungen, welche eben infolge der Wechselbeziehungen bestanden, ganz oder teilweise in Wegfall kommen und dann Neubildungen an Orten erfolgen, wo sie sonst nicht aufzutreten pflegen (vgl. auch McCallum 1905, S. 243ff.). Damit ist jedoch der Einfluß der Polarität auf die Organbildung noch nicht beseitigt, wie dies von Klebs (1903, S. 96ff. und 1904, S. 610) aus entsprechenden Versuchen gefolgert wird, sondern dieser besteht, wie Vöchting (1906, S. 104ff.) neuerdings wieder gezeigt hat, wenn auch mehr oder weniger alteriert immer noch wahrnehmbar fort.

Diese soeben berührten Verhältnisse können nun auch in der Entwicklung des Callus der untersuchten *Populus*-Arten beobachtet werden. Vorausgesetzt, daß keine der vorhergenannten Störungen eintritt, kommt in seiner Ausbildung an den entgegengesetzten Schnittflächen der Stecklinge eine unzweideutige polare Differenz zum Ausdruck. Zwar schiebt sich in beiden Fällen als Verlängerung des Stammcambiums ein Strang meristematischer Zellen in den Callus vor und beginnt dort eine Teilungstätigkeit, doch vollzieht sich dieser Vorgang an den entgegengesetzten Schnittflächen in verschiedener Weise. Während nämlich dies Meristem im Basalcallus relativ schnell eine Zuwachstätigkeit entfaltet, welche sich derjenigen des Cambiums immer mehr nähert und hierdurch eine einheitliche Wundholzsichel über dem freigelegten Holzkörper des Stecklings erzeugt, bildet das Meristem des apikalen Callus einen hauptsächlich aus Gefäßen bestehenden Zellstrang, welcher vorläufig relativ schwach bleibt und sich bald in einzelne Äste auflöst. Außer einem schon rein quantitativen Unterschiede in der Tätigkeit dieser Meristeme der beiden opponierten Calli tritt also auch im besonderen eine qualitative Differenz hervor. Dies spricht sich u. a. auch darin aus, daß nur das Meristem des basalen Callus zur Wurzelbildung befähigt ist, also dem Cambium ähnliche Qualitäten besitzt, während dasjenige des apikalen Callus selbst unter günstigsten Bedingungen nicht hierzu schreitet.

In einem gewissen Zusammenhang mit der genannten Meristembildung steht auch die äußere Form der beiden Calli, welche beim apikalen meist unregelmäßig und hügelig, beim basalen dagegen einheitlich abgerundet und dem Verlauf seines Meristems angepaßt erscheint. Weitere Unterschiede liegen in der Verteilung der übrigen Differenzierungsvorgänge, von denen im apikalen Callus die auf direktem Wege erfolgenden (Tracheidenbildung) vorwiegen, während diese im basalen Callus einen ganz geringen Raum einnehmen. Sie erreichen endlich im apikalen Callus ihren Höhepunkt in der Sproßbildung, die ja normalerweise am basalen Callus nicht auftritt. Dagegen darf auf die Differenzen in dem Größenverhältnis der beiden Calli wohl kein Gewicht gelegt werden, da sie, wie gezeigt wurde, stark von den Außenbedingungen beeinflußt werden.

Vergegenwärtigen wir uns nun, daß am apikalen Callus auch mit der Zeit echte Wundholzbildung eintreten kann, so müssen wir zugeben, daß in ihm alle in der Pflanze vorhandenen Fähig-

keiten (bis auf die Wurzelbildung) aktiviert werden. Wenn dies am basalen Callus, der ja, seiner Abstammung entsprechend, die gleichen Potenzen in sich bergen muß, nicht der Fall ist, so kann man nur annehmen, daß Korrelationen, welche eben durch die polare Struktur der Stecklinge bedingt sind, die Entfaltung der betr. Potenzen verhindern. Daß diese Polarität nicht nur unter spezifischen Bedingungen in die Erscheinung tritt, sondern sich selbst bei mannigfacher Variation der Außenbedingungen als inhärent erweist, — vorausgesetzt, daß diese den ganzen Steckling gleichmäßig betreffen, — konnte im Verlauf dieser Untersuchungen des öfteren dargelegt werden. Selbst die invers angreifende Schwerkraft, welche beim basalen Callus eine starke Förderung des Wachstums anregt, bewirkt wohl kleine Veränderungen in der Struktur dieses Callus, aber niemals Sproßbildung, wie dies fälschlich von Tittmann (a. a. O.) angenommen wurde.

In dem Augenblicke nun, wo eine Störung der Wechselbeziehungen zwischen beiden Calli zustande kommt, beginnt die polare Differenz dieser zu schwinden. Zwar tritt am apikalen Callus, der auch sonst seine gesamten Potenzen frei entfaltet, eine Strukturänderung nicht ein. Dagegen erleidet das von der Verteilung der Differenzierungsvorgänge im Basalcallus gegebene Bild eine sofortige Veränderung, indem nun die besprochenen, bisher vorhanden gewesenen Hemmungen aufgehoben werden. Äußerlich wird diese Verschiebung durch ein Auftreten der Sproßbildung sichtbar, welcher sich dann im Innern eine Abnahme resp. Störung der Wundholzbildung, sowie eine Zunahme der direkten Differenzierungsvorgänge anschließt. Diese Vorgänge pflegen schon bei älteren Hängekulturen gelegentlich einzutreten, vermutlich als eine Folge der beginnenden Schädigung des Stecklings. Sicherer lassen sie sich jedoch experimentell durch Unterbrechung der für die Reizleitung in Betracht kommenden Gewebe (Rinde und Cambium) hervorrufen oder indirekt durch Unterdrückung des apikalen Callus.

Diese Veränderung der Wechselbeziehungen vermag jedoch nicht die Struktur des basalen Callus derart zu verwischen, daß ein vollkommener Übergang in diejenige des apikalen erfolgt. Dies geht schon daraus hervor, daß die Sproßbildung in den besagten Fällen nicht stets auftritt, sondern ein kleiner Teil der Basalcalli (20—30 %) selbst unter günstigsten Bedingungen steril bleibt. Außerdem schaltet aber geringere Luftfeuchtigkeit (von 80 % abwärts), welche am apikalen Callus zwar eine Reduktion, nicht aber

Unterdrückung der Sproßbildung bewirkt, diese am basalen vollkommen aus, indem sie anderseits wieder, entsprechend ihrer Eigenschaft, die Holzbildung zu fördern, auf Einhaltung seiner typischen Struktur hinarbeitet. Es zeigt sich also, daß für die Sproßbildung am basalen Callus nicht allein die genannten experimentellen Eingriffe genügen, sondern daß auch die Außenbedingungen hierfür besonders günstig sein müssen.

Doch bleibt auch dann, wenn Sproßbildung am basalen Callus eintritt, und er äußerlich ein dem apikalen ähnelndes Aussehen zeigt, eine gewisse innere Differenz mit diesem bestehen. Die Richtigkeit dieser Annahme läßt sich auf dem Wege der Kopulation resp. Transplantation nachweisen. Bindet man typisch entwickelte, ca. 14 Tage alte apikale Calli mit gleichen basalen fest aneinander, so erfolgt an den Berührungsstellen nach 1—2 Wochen (in dem früher geschilderten Kulturkasten) eine innige Verwachsung (Fig. 34) und wenig später die Bildung von Leitungsbahnen durch die Verwachsungsstelle hindurch. Werden die Calli gleichwertiger Pole zusammengebracht, so erfolgt gar keine oder eine nur oberflächliche Verwachsung, welche sich wieder leicht löst; Leitungsbahnen werden zwischen den Calli in diesem Falle nicht ausgebildet. Verbinden wir nun einen apikalen Callus mit einem invers stehenden üppig gewachsenen Basalcallus, der auf seiner Oberfläche bereits Sprosse produziert, also in seiner Struktur der des apikalen sehr genähert ist, so erfolgt doch wieder eine innige Verwachsung beider Calli und eine Anlage von Leitungsbahnen durch die Verwachsungsstelle hindurch. Dabei ist zu bemerken, daß die Leitungsbahnen nicht etwa direkt von Wundfläche zu Wundfläche führen, sondern an die bereits vorhandenen Gefäßbahnen und Holzteile im Callus ansetzen. Es ist demnach anzunehmen, daß trotz äußerlich wahrnehmbarer Veränderungen die Grundqualitäten des Meristems im basalen Callus — denn auf dieses kommt es nach dem gesagten wohl an —, die gleichen geblieben sind. Wäre dies nicht der Fall, so würden keine derartige Verwachsungen der letztgenannten Calli stattfinden.



Fig. 34. Miteinander verwachsene Calli von *Pop. nigra*, 14 Tage nach erfolgter Kopulation.
a = apikaler, *b* = basaler Callus. Natürl. Größe.

Gerade diese letzten Beobachtungen zeigen deutlich, daß die Calli beider Stecklingspole, trotzdem ihnen doch die gleichen Potenzen innewohnen, in letzter Instanz doch qualitative Verschiedenheiten aufweisen. Daran wird selbst dann nichts geändert, wenn das korrelative Walten im Steckling derart modifiziert wird, daß bisher bestandene Hemmungen, wie z. B. diejenige für die Sproßbildung, am Basalcallus aufgehoben werden. Wenn am apikalen Callus Korrelationsstörungen keine neuen Reaktionen bedingen, so liegt dies nur daran, daß sämtliche Potenzen in ihm bereits realisiert sind. Allein für die Wurzelbildung trifft dies nicht zu. Aber diese erfolgt ja nicht direkt aus dem Callus, sondern ist an das Vorhandensein eines bestimmten Meristems gebunden, welches nur im Basalcallus infolge innerer Bedingungen erzeugt wird. Gelänge es etwa doch, durch Beeinflussung der im Stecklinge herrschenden Wechselbeziehungen, wie durch Anwendung richtig gewählter Außenbedingungen, den apikalen Callus zur Bildung eines dem Cambium gleichen Meristems zu zwingen, so würde bei weiterer Anwendung der für die Wurzelbildung günstigen Bedingungen schließlich auch eine solche möglich sein. Zwar hatte es in einer Reihe von Fällen den Anschein, als ob dies erstere erreicht wäre, doch konnte Wurzelbildung nicht erzielt werden. Daß übrigens eine solche in speziellen Fällen doch möglich sein kann, besagt eine vorläufige Bemerkung in Vöchtings letzter Arbeit (1906, S. 148).

Wenden wir uns schließlich dem Einfluß der äußeren Faktoren auf die Qualität des Callus zu, so müssen wir uns hier lediglich mit einem nochmaligen Ausblick auf die Haupttatsachen begnügen. Eingehendere Erörterungen über das Zustandekommen dieser oder jener Zelldifferenzierungen sind hier durchaus verfrüht. Zeigt uns doch die Ausbildung einer bestimmten Zellform auf einen speziellen Außenreiz hin nur den zur Einleitung einer Reaktion nötigen Anstoß, während uns ein Einblick in den eigentlichen Reaktionsverlauf, welcher sich im Innern der Zellen abspielt und zur Schaffung des genannten Effektes führt, vorläufig vollkommen versagt bleibt.

Von den verschiedenen äußeren Faktoren hatte der Grad der Luftfeuchtigkeit den größten Einfluß auf die Gestaltung des Callus. Dies trat bereits deutlich in der Form der Oberflächenzellen des Callus zutage, welche je nach dem Grade der Dampfsättigung ein epidermisartiges oder hypertrophisches Äußeres zeigen konnten oder

in Korkzellen übergingen. Besonders leicht auf geringe Verschiebungen der Luftfeuchtigkeit reagierte der apikale Callus, während der basale entsprechend seiner stabileren Struktur die einmal begonnene Ausbildung stärker festhielt und eine entsprechend regelmäßigere Zellproduktion leistete.

Des weiteren zeigte sich unter dem Einfluß der einzelnen Außenbedingungen, daß Sproßanlagen an den verschiedensten Stellen des Callus entstehen können. Im allgemeinen erfolgt dies am apikalen Callus mit normal gestalteten Oberflächenzellen, sowie am basalen Callus, der entsprechende sekundäre Calluswucherungen aufweist, rein exogen. Hypertrophieren jedoch diese Zellen oder tritt eine Verkorkung derselben ein, so rückt die Bildung der Anlagen in die tieferen, normal gestalteten Zellagen hinab; sie kann aber auch gelegentlich direkt in dem die hypertrophischen Zellen erzeugenden Meristem erfolgen. Endlich können — in erster Stelle am basalen, aber auch am älteren apikalen Callus — Sproßanlagen selbst von den Meristemen gebildet werden, welche die Holzbildung im Callus vermitteln. Sie sind also dann typisch endogenen Ursprungs. Direkt abhängig ist die Sproßbildung von dem Grade der Luftfeuchtigkeit nicht, doch wird sie bei niedriger Luftfeuchtigkeit indirekt durch die Korkbildung einigermaßen gehemmt. Dagegen steht sie in gewisser Beziehung zur Intensität des Calluswachstums, denn sie geht mit seiner durch bestimmte Luftfeuchtigkeit bedingten Zunahme stark zurück und verschwindet um das Optimum herum sogar gänzlich.

Die Bedingungen der Tracheidenbildung, auf deren Ermittlung zu Beginn dieser Arbeit besondere Hoffnungen gesetzt wurden, konnten nicht eruiert werden. Denn die Feststellung der Tatsache, daß diese Zellart bei einer Luftfeuchtigkeit von 80—100% gebildet wird, mit einem Optimum zwischen 90—95%, wirft wenig Licht auf die eigentlichen Entstehungsursachen. Doch zeigt sich immerhin, daß hier die Tracheiden nicht infolge von zu starker Transpiration gebildet werden, also etwa als Speichertracheiden anzusehen sind, sondern daß gerade das Gegenteil der Fall ist. Bei einer geringeren Luftfeuchtigkeit erfolgt vielmehr die Bildung sklerenchymatischer Zellen, und zwar mit dem Fallen der Feuchtigkeit in qualitativ verstärktem Maße. Diese direkte Abhängigkeit der Sklereidenbildung von einer niederen Luftfeuchtigkeit konnte an den unter anderen Feuchtigkeitsbedingungen vorbereiteten Calli auf das deutlichste nachgewiesen werden. Eine mechanische Bedeutung

kann man wohl in diesem Falle den Sklerenchymzellen, wie dies Haberlandt (1906, S. 148) ganz allgemein annimmt, nicht zusprechen, doch ist ebensowenig Grund vorhanden, sich Strasburger's Ansicht (1891, S. 77) anzuschließen und diese Zellen als Ablagerungsstelle für überschüssige Zellulose anzusehen. Diese Erscheinung, sowie die Feststellung, daß bei trockener Luft die Holzproduktion gesteigert wird, findet übrigens ein Analogon in der Struktur der Xerophyten, welche ja ebenfalls bei Beschleunigung der Wasserabgabe eine Zunahme des Sklerenchyms und der Gefäße zeigen (vgl. Schimper 1898, S. 7).

Leipzig, Botanisches Institut, Oktober 1907.

Literatur-Verzeichnis.

de Bary, A., 1877, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig.

Beijerinck, M. W., 1886, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam.

Beinling, E., 1883, Untersuchung über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen usw. Cohns Beitr. z. Biologie, Bd. III, S. 25.

Crüger, H., 1860, Westindische Fragmente XII. Einiges über die Gewebeveränderungen bei der Fortpflanzung durch Stecklinge. Bot. Ztg., Bd. XVIII, S. 369.

Duhamel du Monceau, 1758, La Physique des arbres. Bd. II, Paris.

Goebel, K., 1902, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXII, S. 385 ff.

— 1905, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora, Ergänzungsbd., Bd. 95, S. 384 ff.

Haberlandt, G., 1906, Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl., Leipzig.

Hales, St., 1748, Statik der Gewächse. Deutsche Übersetzung, Halle.

Hansen, A., 1881, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abhandl. d. Senckenberg. Gesellsch., Frankfurt a. M., Bd. XII, S. 45.

Hoffmann, Rob., 1885, Untersuch. über die Wirkung mechan. Kräfte auf die Teilung, Anordnung und Ausbildung der Zellen usw. Dissert. Berlin.

Jost, L., 1904, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena.

Klebs, G., 1903, Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena.

— 1904, Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl., Bd. 24, S. 610.

Kny, L., 1889, Umkehrversuche mit *Ampelopsis quinquefolia* und *Hedera Helix*. Ber. d. Bot. Ges., Bd. VII, S. 201.

Knight, Th. A., 1803, Nachrichten von einigen Versuchen über das Absteigen des Saftes in Bäumen. In Ostwalds Klassikern 1895 herausg. v. Ambronn.

— 1805. Über die Neubildung von Knospen. Ebenda.

Krick, 1891, Über die Rindenknollen der Rotbuche. Biblioth. Botan., H. 25.

Küster, E., 1903, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena.

Küster, E., 1904, Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproßbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, S. 279.

Mäule, C., 1896, Faserverlauf im Wundholz. Biblioth. Botan., H. 33.

McCallum, W. B., 1905, Regeneration in Plants I u. II. Botanical Gazette, Vol. 40, p. 97 u. 241.

Molisch, H., 1888, Zur Kenntnis der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Bd. 97, Abt. 1.

Müller, N. J. C., 1885, Kulturversuche an Weidenstecklingen. Ber. d. Bot. Ges., Bd. III, S. 168.

Pfeffer, W., 1904, Pflanzenphysiologie. Leipzig, Bd. II.

Regel, F., 1876, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss., Bd. X, S. 447.

Rechinger, C., 1893, Untersuchungen über die Grenzen der Teilbarkeit im Pflanzenreiche. Verhandl. d. zool. bot. Ges. Wien, Bd. XLIII, S. 310.

Schimper, A. F. W., 1898, Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

Simon, S., 1904, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40, S. 103.

— 1906, Untersuchungen über das Verhalten einiger Wachstumsfunktionen sowie der Atmungstätigkeit der Holzgewächse während der Ruheperiode. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43, S. 1.

Sorauer, P., 1886, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. Berlin.

Stoll, R., 1874, Über die Bildung des Callus bei Stecklingen. Bot. Ztg., Bd. 32, S. 737 ff.

Strasburger, E., 1891, Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen. Jena.

Tittmann, H., 1894, Physiologische Untersuchungen über Callusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, S. 164.

Trécul, A., 1847, Sur l'origine des bourgeons adventifs. Annales d. Sc. Nat. Bot., Série III, T. VIII, S. 268.

— 1853, Production du bois par l'écorce des arbres dicotylédonés. Annales d. Sc. Nat. Bot., Série III, T. XIX, S. 257.

Vöchting, H., 1878, Über Organbildung im Pflanzenreich, Bd. I.

— 1892, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.

— 1906, Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. Bot. Ztg., Bd. 64.

de Vries, H., 1876, Über Wundholz. Flora, Bd. 59, S. 2.

Wiesner, J., 1892, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.

Winkler, H., 1903, Über regenerative Sproßbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica*. Ber. d. Bot. Ges., Bd. XXI, S. 96.

— 1904, Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg I. 2. Über einen neuen Thyllentypus nebst Bemerkungen über die Ursachen der Thyllenbildung. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, 2. Serie, Vol. 5.

Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung.

Von

Eduard Strasburger.

Mit Tafel I—III.

Die spontane Vermehrung der Chromosomenzahl im unteren Kern der Embryosackanlage der *Lilium*-Arten bildet dasjenige Beispiel, welches besonders oft angeführt wird, wenn es zu zeigen gilt, daß man die Beständigkeit, die der Chromosomenzahl beizumessen sei, überschätzt habe. Ich suchte diese Beweisführung zu entkräften, indem ich auf die Möglichkeiten hinwies[1]), die eine Vermehrung der Chromosomen veranlassen könnten, ohne ihrer Individualität Abbruch zu tun. Eine Klärung dieses Falles konnte selbstverständlich nur von der direkten Beobachtung erwartet werden und nahm ich diese daher im letzten Sommer auf.

Die in Frage stehende Erscheinung war zum ersten Mal L. Guignard im Jahre 1882 aufgefallen. In seinen Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire chez les végétaux[2]) gibt er an, in der Kernplatte des unteren Kerns der Embryosackanlage von *Lilium candidum* mindestens doppelt so viel Stäbchen wie in den oberen Kernen gesehen zu haben. Da seine, diese Verhältnisse aufweisenden Präparate ihm nur einen Kern im unteren Embryosackende, hingegen zwei im oberen zeigten, so meinte er, der untere Kern sei gegen den oberen um einen Teilungsschritt zurückgeblieben und seine bedeutendere Größe und sein weiteres Verhalten dadurch bedingt worden[3]). Eingehender schildert L. Guignard dieselben Vorgänge im Jahre 1884[4]) für die Embryo-

---

1) Die Apogamie der Eualchimillen usw. Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XLI, S. 142; Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 165.

2) Ann. d. sc. nat. Bot., 6. ser., T. XVII, S. 27.

3) A. a. O., S. 27 und Taf. IV, Fig. 109—111.

4) Ann. d. sc. nat. Bot., 6. sér., T. XX.

sackanlage von *Lilium Martagon* in seinen Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Im oberen Kern zählt Guignard 12, im unteren meist 16 Chromosomen und letztere Zahl scheint die zu sein, welche auch in den umgebenden Gewebezellen vorherrscht. Das wäre, fügt Guignard hinzu, eine merkwürdige Erscheinung, die zu mancher interessanten Bemerkung anregen könnte. Die beigefügten Figuren[1]) sind diesmal ganz zutreffend und zeigen eine gleiche Zahl in Teilung begriffener Kerne in beiden Embryosackenden. Daß nach der Teilung des unteren mehrchromosomigen Kerns seine beiden Nachkommen sich nicht übereinstimmend verhalten, fällt Guignard noch nicht auf und so auch nicht in den Nouvelles études sur la fécondation, die er 1891 veröffentlicht[2]). Da heißt es aber des weiteren noch, daß die Zahl der Chromosomen, die der untere Embryosackkern von *Lilium Martagon* und aller sonstiger *Lilium*-Arten zur Ansicht bringt, wenn er in Teilung tritt, 16, 20 und selbst 24 betrage[3]). Die beiden Tochterkerne, die er erzeugt, würden auch nochmal so groß wie die oberen und gingen mit durchschnittlich 20—24 Chromosomen in Teilung ein. Ihre Segmente seien aber ebenso dick und ebenso lang wie in den oberen Kernen, so daß eine entsprechende Zunahme der chromatischen Masse stattgefunden haben müsse. Diese Erscheinung ist Guignard geneigt, auf Unterschiede der Ernährung in den beiden Embryosackenden zurückzuführen[4]). Die vermehrte Chromosomenzahl im unteren Embryosackende werde weiterhin festgehalten, so daß der untere Polkern schließlich auch mit solcher Ausstattung dem oberen Polkern entgegenwandere.

Im Jahre 1896 bestätigte Miß Ethel Sargant[5]) für *Lilium Martagon* die Guignardschen Angaben. Sie fand, daß der untere Embryosackkern sich meist frühzeitig durch bedeutendere Größe auszuzeichnen beginnt. Der obere wie der untere Kern seien zuweilen in je einem verhältnismäßig hellen Raum gelegen, und beide Räume durch körnige Grenzen von dem übrigen Cytoplasma geschieden. Nach Schwund der Kernwandungen treten radiale Streifungen in den hellen Räumen auf. Der obere Kern bilde 12,

---

1) Taf. XV u. XVI, Fig. 16—26.

2) Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, p. 187.

3) Dazu die Figuren 59, 60, 61 Taf. XIII, a. a. O.

4) a. a. O., S. 245.

5) The Formation of the Sexual nuclei in *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 464 ff., hierzu Taf. XXII u. XXIII.



der untere meist nicht weniger als 24 Chromosomen aus. Andere Unterschiede als die der Größe fielen zwischen den beiden Kernen nicht auf. Die fertigen Chromosomen zeigten sich übereinstimmend ausgebildet. Im einzelnen ergaben Zählungen im unteren Embryosackkern einmal gegen 20 Chromosomen, neunmal gegen 24, fünfmal gegen 28, zehnmal gegen 32. In kurzen Embryosäcken sollen die beiden Kerne öfters gleiche Größe zeigen, die aus ihnen erzeugten Kernpaare auch übereinstimmen, eine Streckung des Embryosackes hierauf erst folgen. Schon vor Veröffentlichung ihrer ausführlicheren Arbeit hatte Miß Ethel Sargant in einer Notiz angegeben[1]), daß bei dem zweiten Teilungsschritt im unteren Embryosackende von *Lilium Martagon* die beiden Kerne sich nicht gleich verhalten. Es führe der unterste, dem Chalazalende des Embryosackes nächste, im Gegensatz zu dem anderen, eine amitotische Teilung aus. Sein Reticulum ziehe sich in Form halbkugeliger Schalen nach den beiden Polen und bleibe verbunden durch zahlreiche Fasern, die wahrscheinlich einer Streckung des äquatorialen Teiles des Netzwerks ihre Entstehung verdanken. Diese amitotische Teilung eile den drei anderen, mitotischen voraus und weise ein Bild auf, ähnlich dem eines schlecht fixierten Dispirems mit seinen Verbindungsfäden. Die ausführlichere Arbeit von Miß Sargant brachte die zugehörigen Figuren[2]). Die Stränge zwischen den sich trennenden chromatischen Massen der amitotischen Teilungsfigur des unteren Chalazalkerns werden hier als Lininfasern bezeichnet[3]). Die Zahl der Chromosomen in dem oberen sich mitotisch teilenden Chalazalkern wurde in fünf Fällen auf etwa 24, in sieben Fällen auf mehr, doch keinesfalls über 34 bestimmt.

Daß der untere Kern in der Embryosackanlage der Lilien mehr Chromosomen wie der obere ausbildet, wurde auch weiter von David M. Mottier bestätigt[4]). Er zählte in diesem Kern bis ungefähr 30 Chromosomen, fand ihrer aber für gewöhnlich nur 20 bis 24 vor. Das plötzliche Auftreten der größeren Chromosomenzahl im unteren Embryosackkern möchte Mottier damit in Verbindung bringen[5]), „daß dieser Kern größer wird“, sein Chromatin-

1) Direct nuclear division in the embryo-sac of *Lilium Martagon*. Ann. of Bot., Vol. X, 1896, p. 107.

2) a. a. O., Taf. XXIII, Fig. 39—41.

3) a. a. O., S. 467.

4) Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 135.

5) a. a. O., S. 155.

faden sich in zahlreichere Windungen legt, länger ist und wohl daher in eine größere Zahl von Chromosomen zerlegt wird". Die abnorme Teilung, in die der untere der beiden Chalazalkerne einzutreten pflegt, konnte Mottier ebenfalls nicht entgehen[1]). Er ist damit nicht einverstanden, daß diese Teilung von Miß Sargant als Amitose bezeichnet werde, da man als Amitose eine einfache Durchschnürung des Kerns zu bezeichnen habe, in diesem Falle aber eine karyokinetische Spindel zur Ausbildung gelange. An dieser liege das Chromatin als unregelmäßig verschlungene Fadenmasse. Je ein Teil des Chromatins werde dann nach den Polen befördert, und zwar durchaus nicht in gleicher Menge. Der Vorgang sei belehrend, „weil er es wahrscheinlich mache, daß die Teilung des Chromatins allein durch die Spindelfasern bewirkt wird".

Die Untersuchung meines dem Bonner botanischen Garten entnommenen Materials von *Lilium Martagon*, desselben Material also, das seiner Zeit Mottier zur Verfügung stand, brachte mir zunächst eine Überraschung. In allen zur Beobachtung kommenden, im erwünschten Entwicklungszustand befindlichen Embryosäcken führte nämlich der Chalazalkern, beziehungsweise die Chalazalkerne, eine normale Zwölfzahl von Chromosomen. Es hatten diese Kerne somit die Zahl ihrer Chromosomen nicht vermehrt, waren vielmehr haploid geblieben. Ich glaubte schon mich nach anderem Material umsehen zu müssen, als im Verfolg der Untersuchung sich die erwünschten Kerne mit vermehrten Chromosomenzahl auch bei meinen Pflanzen einstellten. Die während der Fixierung gemachten Notizen ermöglichten mir die Feststellung, daß die ersten Blütenknospen an den Blütenständen unserer Pflanzen nur Kerne mit einfacher Chromosomenzahl in ihren Embryosäcken führten, während die späteren Blütenknospen derselben Blütenstände zu den höheren Zahlen aufstiegen.

Zur richtigen Beurteilung der Vorgänge, die eine Steigerung der Chromosomenzahl in dem Chalazalkern der Embryosackanlage von *Lilium Martagon* und von anderen Lilien veranlassen, müssen wir uns vergegenwärtigen, was normalerweise bei dem zweiten Teilungsschritt der Kerne in diesen Embryosackanlagen zu erwarten ist. Wir wissen, daß die Embryosackmutterzelle von *Lilium* direkt als Embryosackanlage fungiert. Ihr Kern führt die Reduktionsteilung aus, die, wie sich jetzt wohl sicher behaupten läßt, darin

1) a. a. O., S. 138.

besteht, daß ganze Chromosomen sich voneinander trennen, um die Tochterkerne aufzubauen. Paarweise vereinigt treten die Chromosomen des Mutterkerns in die Kernplatte ein und wandern nun in Richtung der Spindelpole auseinander, so daß jede Tochterkernanlage die Hälfte der Chromosomen des Mutterkerns erhält. Während ihrer Trennung verdoppeln sich die für die Tochterkerne bestimmten Chromosomen, und zwar, wie jetzt wohl auch sicher steht, ist diese Verdoppelung der Ausdruck für eine Längsspaltung, welche jedes Chromosom des Mutterkerns schon in den Prophasen seiner Teilung vollzog, ohne daß diese Längsspaltung zu einer Trennung der Längshälften zunächst geführt hätte. Die während des Auseinanderweichens der Chromosomen sich vollziehende Trennung ihrer Längshälften führt bei *Lilium* zur Ausbildung jener bekannten V-förmigen Figuren, deren Schenkel äquatorwärts auseinander spreizen, polwärts mit ihren Enden, oder in einiger Entfernung von ihren Enden, die in solchem Falle umgebogen sind und frei endigen, sich berühren. Dort ist zugleich die Ansatzstelle jener Spindelfasern, durch welche die beiden zusammengehörenden Längshälften jedes Chromosoms gemeinsam nach ihrem Bestimmungsort befördert werden. So gehen die Paare in die Bildung der Tochterkernanlagen ein, welche ohne den Bau ruhender Kerne zu erreichen, in die Prophasen des nächsten Teilungsschrittes eintreten. Da sondern sich die zueinander gehörenden Längshälften der Chromosomen in ähnlicher Gestalt und ähnlichem Zusammenhang, wie sie ihnen in den Anaphasen der Reduktionsteilung zukamen, wieder in Paaren und treten, sich in jedem Paar aneinander schmiegend, in die Kernplatte der Tochterkernspindel ein. Dort erfolgt ihre Trennung und Verteilung auf die Spindelpole, wo sie in die Bildung der Enkelkerne eintreten.

Da auch dieser Teilungsvorgang von einer typischen Kernteilung dadurch verschieden ist, daß er mit Längshälften von Chromosomen operiert, die nicht in den Prophasen desselben Teilungsschrittes, sondern eines vorhergehenden, angelegt wurden, die außerdem zeitweise schon getrennt waren, so habe ich ihn den allotypischen Kernteilungen zugezählt[1]), wo er weiter den ihm schon 1887 von W. Flemming[2]) gegebenen Namen „homöotypische Teilung" führt.

Die beiden Längshälften eines jeden Chromosoms, die in der homöotypischen Teilung in der Kernplatte der Tochterkernspindel

1) Typische u. allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 3.

2) Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, S. 400.

eintreten, pflegen in den Embryosackanlagen von *Lilium Martagon* sich vollkommener als in dem entsprechenden Teilungsschritt der Pollenmutterzellen aneinander zu schmiegen. Darüber belehrt uns schon der Vergleich der entsprechenden Mottierschen Figuren, so der Figuren 24 *a* und *b* der Taf. IV, der Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen [1]), mit den Figuren 9 und 10, Taf. II des Aufsatzes: über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung [2]). Das gleiche ergibt sich, wenn wir diesbezügliche Figuren aus Pollenmutterzellen und Embryosackanlagen in den beiden Veröffentlichungen von Miß Sargant, The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*, einander gegenüberstellen, und zwar die Figur 19, Taf. X aus II. Spermatogenesis [3]), der Figur 30, Taf. XXIII aus I. Oogenesis [4]).

In den ersten Blüten der von mir untersuchten Blütenstände von *Lilium Martagon* unseres botanischen Gartens fand ich, wie ich das schon erwähnte, normale Chromosomenzahlen in allen Kernen vor. Demgemäß verlief auch deren Teilung ohne Störung, bis zur Fertigstellung des Eiapparates und der Antipoden. Die dann folgenden Blütenknospen konnten unter Umständen in ihrem Fruchtknoten Samenanlagen mit ausschließlich normaler Chromosomenzahl und solche mit vermehrter Chromosomenzahl in den chalazalen Kernen vereinigen. Wo der aus der Reduktionsteilung hervorgegangene untere Tochterkern überchromosomig werden soll, kann er das schon bei seiner Anlage, aber auch erst später verraten. Im ersten Falle sind die sich zusammendrängenden Chromosomen seiner Anlage dicker und dunkler gefärbt als die gegenüberliegenden des obern Kernes: sie haben augenscheinlich mehr färbbare Substanz in ihr Inneres aufgespeichert. Dieses Verhalten ist aber nicht das gewöhnliche, vielmehr pflegen die beiden durch die Reduktionsteilung erzeugten Kerne einander zunächst zu gleichen (Taf. I, Fig. 3) und ein Größenunterschied zwischen ihnen sich erst in den Prophasen des nächsten Teilungsschrittes zu markieren. Doch auch wo der untere Kern schon während seiner Telophasen größer wird, weist er nicht etwa zahlreichere Windungen eines Fadengerüsts auf, vielmehr stärkere Einlagerungen färbbarer Sub-

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 169.
2) Ebenda, Bd. XXXI, 1898, S. 125.
3) Ann. of Bot., Bd. XI, 1897, S. 187.
4) Ebenda, Bd. X, 1896, S. 445.

stanz in dieses (Fig. 4). Nicht anders verhalten sich weiterhin die Prophasen, welche die homöotypische Teilung in beiden Kernen einleiten, bis über die Stadien hinaus, in welchen die gesonderten Chromosomenpaare V-förmig gestaltete Figuren, mit wellenförmig hin und her gebogenen Schenkeln, bilden. Die Orientierung der Paare entspricht der, welche sie bei ihrer Aufnahme in die Tochterkernanlage zeigten. Ähnlich wie Miß Sargant[1]), sah ich solche Kerne zur Zeit, wo ihre Wandung schwand, je einen helleren von radialen Streifen durchsetzten Raum einnehmen (Fig. 5, Taf. I). Hierauf beginnt sich der Unterschied zwischen den beiden Kernen zu markieren und wird mit der Annäherung an das Kernspindelstadium immer auffälliger. Es ist dadurch bedingt, daß im oberen Kern die zusammengehörenden Chromosomen an ihren Enden verbunden bleiben, sich mit diesen Enden dem Äquator der neuen Spindel zuwenden und dort als ein Element in die Kernplatte einfügen, während sie im unteren Kern sich vor dieser Einfügung trennen und somit zwei Elemente für die Kernplatte liefern. Da im oberen Kern die zusammengehörenden Chromosomen sich schließlich ihrer ganzen Länge nach aneinander legen, so wird es schwer, sie als solche zu unterscheiden. Hat nicht eine besonders kräftige Ernährung des unteren Kerns die Verhältnisse verwischt, so erscheinen eben, wie in unserer Fig. 6, Taf. I die Kernplattenelemente des oberen Kerns wesentlich dicker als die des unteren[2]). Daß ihre Zahl im unteren Kern entsprechend größer sein muß als im oberen, leuchtet nach dem vorausgeschickten ohne weiteres ein. Sie war im vorliegenden Falle genau doppelt so groß. Das Zusammenneigen der verhältnismäßig langen Kernplattenelemente an ihren Polenden, gibt den Teilungsbildern das hier schon oft dargestellte Aussehen, das auch in den Gewebezellen der Lilien wiederkehrt.

Die Doppelchromosomen des oberen Kerns werden hierauf während der Metaphase in ihre Bestandteile so zerlegt, wie es der homöotypische Teilungsvorgang verlangt, und diese bauen die Enkelkerne auf. Anderseits ist festzustellen, daß die getrennt inserierten Einzelchromosomen des unteren Kerns, so als wenn es sich um eine typische Kernteilung handeln möchte, eine Längsspaltung erfahren haben und ihre Längshälften nunmehr auf die beiden Enkelkerne

1) a. a. O., I. Oogenesis, S. 464, Taf. XXIII, Fig. 28.

2) Die beiden Kernbilder dieser Figur wurden auf ihre Richtigkeit bei 1600facher Vergrößerung geprüft, auch mit Bildern, die von ihnen bei dieser Vergrößerung gezeichnet wurden, verglichen.

verteilen. Damit ist aber die ganze Erscheinung einer Chromosomenvermehrung in den Chalazalkernen von *Lilium* ihres wunderbaren Anstrichs beraubt. Sie ist, was wir auch weiter noch sehen werden, nur die Folgen einer Überernährung des ersten Chalazalkernes und dürfte somit kaum geeignet sein, weiter die Ansicht zu stützen, daß man der Beständigkeit der Chromosomenzahl ein zu großes Gewicht beilege.

Doch wir wollen unserem Beobachtungsmaterial noch weitere Einzelfälle entnehmen, um das gewonnene Bild zu vervollständigen und zu ergänzen. So führt die Fig. 7 *a* und *b*, Taf. I bei stärkerer Vergrößerung den oberen (*a*) und den unteren Kern (*b*) einer Embryosackanlage, die annähernd denselben Entwicklungszustand wie jene der Fig. 6 erreicht hatte, vor. Abweichend von Fig. 6 ist in diesem Falle der Dickenunterschied zwischen den Elementen des oberen und des unteren Kerns weniger auffällig. Die Länge der Elemente ist in den beiden Kernen wieder die gleiche, was ohne weiteres verständlich erscheint, da doch die Chromosomen des unteren Kerns die getrennten Längskomponenten des oberen darstellen. Das würde anders sein, wenn quere Teilungen die Vermehrung der Chromosomen des unteren Kerns veranlaßt hätten, da könnten bedeutende Längenunterschiede kaum ausbleiben. Daß die Chromosomen des unteren Kerns nicht um die Hälfte dünner als jene der oberen sind, erklärt sich aus der geförderten Ernährung des unteren Kerns, an der auf Grund sonstiger Begleiterscheinungen sich nicht im geringsten zweifeln läßt. Die Zusammenfügung der zuvor getrennten Chromosomen jedes Paares im oberen Kern ist so vollkommen, daß ihre Trennungslinie sich nicht wesentlich deutlicher markiert, als jene zwischen den durch die hinzugekommene Längsspaltung angelegten Längshälften der Einzelchromosomen im unteren Kern.

Wie aus früheren Angaben, die ich bereits zitierte, bekannt ist, schwankt die Zahl der Chromosomen im unteren Kern. Das wird in den Fällen, wo ihre Zahl unter 24 liegt, dadurch bedingt, daß nicht alle von der Reduktionsteilung übernommenen Paare sich in ihre Bestandteile zerlegten und sie gesondert in die Kernplattenanlage einfügten. Manche Paare gingen, so wie im oberen Kern, als ein einziges Element in die Kernplattenbildung ein. Daraus ergeben sich Kernbilder, wie unsere Fig. 8, Taf. I ein solches zeigt, wo auf einem den Figuren 6 und 7 entsprechenden Stadium, verschieden dicke Chromosomen zu sehen sind. Demgemäß ist dann

die Zahl der Elemente, welche die Kernplatte aufweist, geringer. Anderseits hat man aber auch für die unteren Embryosackkerne von *Lilium* Chromosomenzahlen angegeben, die über 24 hinausgehen. Diesen Angaben gegenüber muß man zunächst sich kritisch verhalten. Denn es ist zu berücksichtigen, daß an aufeinander folgenden Mikrotomschnitten dieselben Chromosomen nur zu leicht wiederholt gezählt werden können. Allein, es traten auch mir Fälle entgegen, welche trotz aller kritischen Einschränkungen, auf über 30 Chromosomen hinwiesen. Manche andere Beobachtung sprach denn auch dafür, daß bei besonders kräftiger Ernährung des Chalazalkerns, wiederholte Längsspaltungen, wenn auch nur einer begrenzten Zahl seiner Chromosomen sich einstellen können. — Einen eigenen Fall habe ich in der Fig. 9, Taf. I zur Darstellung gebracht. Da hatten die vollzogenen Trennungen innerhalb der Paare gleichzeitig auch eine Sonderung der Komponenten in zwei Gruppen veranlaßt, so daß der einzigen Kernfigur im oberen Embryosackende zwei solche Figuren im unteren entgegenstanden.

Die Bestimmung der Chromosomenzahl wird in der fertigen Kernplatte durch eine radiale Ausbreitung ihrer Elemente erleichtert. Unsere Fig. 10, Taf. I entspricht den Bildern, wie sie vielfach schon für dieses Objekt zur Veröffentlichung gelangten. Als die dem Chalazalkern auf Grund seines Verhaltens eigentlich zukommende Zahl von Kernplattenelementen muß 24 gelten und diese Zahl trifft man in Wirklichkeit auch besonders häufig an. Es kommt durchaus nicht selten vor, daß auch noch in der fertigen Kernplatte die Elemente des oberen Kerns sich wesentlich dicker als die des unteren zeigen. So war es in einer Embryosackanlage, deren Kernspindeln meine Figuren 11*a*—*d*, Taf. I wiedergeben. Die Bilder 11*a* und *b* habe ich der oberen Kernspindel, aus zwei aufeinander folgenden Schnitten, entnommen. Von den nämlichen zwei Schnitten stammen die Bilder 11*c* und *d* der unteren Kernspindel. Doch auch in einer fertiggestellten unteren Kernspindel kann die auffällige Dicke einer größeren oder geringeren Anzahl von Elementen noch dafür zeugen, daß sie nicht aus einem einzelnen Chromosom, sondern aus einem Chromosomenpaar hervorgingen. Das mag man unserer Fig. 12, Taf. II entnehmen, wo im besondern das oberste der links gelegenen Elemente zu beachten wäre. In Fig. 13 sind drei Elemente zu sehen, die augenscheinlich als Chromosomenpaare in die Kernspindel eingefügt wurden. Eine weitere Mehrung der Beispiele dürfte überflüssig sein.

Hingegen ist es von Interesse die Fig. 14, Taf. II noch folgen zu lassen, weil sie zeigt, wie die Teilung der Elemente des unteren Kerns sich vollzieht, und zugleich beweist, daß diese Elemente tatsächlich in zwei Längshälften zerlegt werden. Die Bilder, welche hierbei zustande kommen, stimmen im oberen und unteren Kern überein. In unserer Fig. 15 sind etwas weiter fortgeschrittene Stadien der Anaphasen vereinigt. Unter *a* führt diese Figur die ganze Embryosackanlage mit Teilungsbildern der beiden Kerne bei schwächerer Vergrößerung vor. Die Längsachse des oberen Teilungsbildes war geneigt, so daß nur eine Enkelkernanlage in schräger Polansicht in dem Schnitt sich zeigte. Wie der Vergleich der beiden stärker vergrößerten Figuren 15 *b* und *c* miteinander lehrt, kam auch in diesem Falle den in den Aufbau der oberen Kernanlage eintretenden Chromosomen eine größere Breite als jenen der unteren Kernanlagen zu, während sie in der Länge mit ihnen übereinstimmten. Es zeigte außerdem dieses zur Abbildung gewählte Präparat in den Chromosomen der oberen Kernanlagen klar die Andeutung einer Längsspaltung, einer Längsspaltung, die jener entsprach, welche in den Chromosomen des unteren Kerns schon vor Ausbildung der Kernplatte sich vollzogen hatte und bei der Trennung der Längshälften in der Metakinese ihren Abschluß fand.

Es ist nun ohne weiteres klar, daß die unteren Enkelkerne der Embryosackanlage mit einem reicheren Gerüstwerk und zahlreichen Fadenwindungen ausgestattet, in die nächste Teilung eintreten müssen, als die oberen; sind doch die Chalazalkerne nunmehr mit einer größeren Zahl von Chromosomen ausgestattet (Fig. 16, Taf. II). Demgemäß zeichnen sich jetzt auch stets, von Anfang an, diese unteren Kerne durch bedeutendere Größe vor den oberen aus (Fig. 16, 17). Der höher gelegene Kern des unteren Paares neigt gleichzeitig dazu, sich scheibenförmig abzuflachen, der tiefer gelegene außerdem sich abwärts vorzuwölben, so daß seine Umrisse an jener Seite denen des unteren Embryosackendes folgen (Fig. 17).

Nun macht sich ein Unterschied auch im weiteren Verhalten zwischen den beiden Chalazalkernen geltend, indem der tiefer gelegene, in den von Miß Sargant zuerst beobachteten, abnormen Teilungsvorgang eintritt. In seiner Teilungsneigung eilt er den drei anderen Kernen der Embryosackanlage, die sich, wie Fig. 18, Taf. II zeigt, in einem untereinander übereinstimmenden Stadium der Prophase befinden, voraus. Die verschiedenen Bilder, welche der eine Teilung anstrebende, tiefere Chalazalkern aufweisen kann, werden nur zum

Teil durch unsere Figuren 18—22, Taf. II erschöpft. David M. Mottier hatte Recht, wenn er hervorhob, daß es sich bei diesen Teilungsbestrebungen nicht um eigentliche Amitose handelt, da eine mehr oder weniger vollkommene Spindelbildung in den Vorgang eingreift. Am besten zeigt sich die in Betracht kommende Spindel in unserer Fig. 22 ausgebildet; je vollkommener aber deren Anlage gelang, um so gleichmäßiger wird die Kernsubstanz auf ihre beiden Pole verteilt. In der Mehrzahl der Fälle, zum mindesten innerhalb der zahlreichen von mir untersuchten Präparate, gelingt auf dem eingeschlagenen Wege die Ausbildung von zwei Kernen nicht. Das an körniger, stark tingierbarer Substanz überreiche Gerüstwerk zieht sich dann wohl, seiner ganzen Masse nach, an das eine Ende des faserigen Körpers hin, so wie in unseren Figuren 19 und 21 zu sehen ist, oder das eine Ende des faserigen Körpers erhält weit mehr Substanz als das andere (Fig. 18), oder letztere zieht sich nach der einen Seite des betreffenden Körpers hin (Fig. 20). Hierauf schrumpft die Kernsubstanz zu einem, beziehungsweise wenn ihre Teilung gelang, zu zwei gleich oder ungleich großen Klumpen zusammen, die sich intensiv färben. In den Fällen, wo dieser Teilungsvorgang besonders gut gelang, kommt es später auch zur Ausbildung einer Scheidewand zwischen den beiden Kernmassen, sonst nimmt nur ein Zellraum das untere Embryosackende ein. Die Teilung der beiden Mikropylarkerne so wie des höher gelegenen Chalazalkerns vollzieht sich nach typischer Art, wobei die Chromosomen sich ebenso an der Spindel befestigt zeigen, wie zuvor in der homöotypischen Teilung, somit auch ganz übereinstimmend aussehende Bilder entstehen (Fig. 19—21).

Ich bemerkte einige Male schon, daß ich die Vermehrung der Chromosomen in dem unteren Ende der Embryosackanlage von *Lilium* in Verbindung bringe mit überreicher Ernährung, durch die eine, in dem homöotypischen Teilungsschritt sonst nicht erfolgende Längsspaltung der von der Reduktionsteilung übernommenen Chromosomen veranlaßt wird. Die im Übermaß dargebotene Nahrung mag von ganz bestimmter Art sein. Aus dem Verhalten den Farbstoffen gegenüber und aus sonstigen Anzeichen, muß ich schließen, daß es eine starke Zufuhr der als Chromatin bezeichneten Kernsubstanz ist, welche die in Betracht kommende Wirkung ausübt. Das wird durch die frühzeitige Ansammlung körniger, sich beim Dreifarbenverfahren wie Chromatin tingierender Massen angezeigt, die schon in den Telophasen des ersten Teilungsschrittes

im Chalazalkern beginnen kann. Diese Substanz findet Aufnahme in die sich sondernden Chromosomen, um sogar stellenweise an ihnen hypertrophische Anschwellungen zu veranlassen. In dem tiefer gelegenen der beiden Kerne, die aus der Teilung des ersten Chalazalkerns hervorgehen, wird der regelrechte Teilungsvorgang in dem Überfluß an Chromatin geradezu ertränkt. Diese Wirkung ist eine andere als die, welche durch Anhäufung von Nukleolarsubstanz in den Kernen veranlaßt wird. Ich kam im vorigen Sommer bei einer diesbezüglichen Untersuchung zu dem Ergebnis, daß alsdann Amitosen sich einzustellen pflegen[1]).

Die Abbildungen bei Alfred Ernst[2]) machten es mir bereits wahrscheinlich, daß *Tulipa Gesneriana* in ihrer Embryosackanlage ähnliche Verhältnisse wie *Lilium* darbietet. Dadurch unterscheidet sich die kultivierte *Tulipa Gesneriana* von den beiden wilden Arten *Tulipa Celsiana* und *Tulipa sylvestris*, die L. Guignard untersucht hat[3]). Alle genannten drei Tulpen stimmen darin überein, daß ihre Embryosackmutterzelle, wie bei *Lilium*, direkt nur Embryosackanlage wird[4]). Während dann aber *Tulipa Gesneriana* auch weiter dem Typus von *Lilium* folgt, zeigen *Tulipa Celsiana* und *Tulipa sylvestris* innerhalb ihrer Embryosackanlagen eine wesentlich abweichende Verteilung der Kerne. L. Guignard läßt es dahingestellt, ob nicht auch bei den zuletzt genannten beiden Tulpen, ähnliche wie bei *Lilium*, eine Vermehrung der Chromosomenzahl, doch nur in dem untersten der schon in Achtzahl vorhandenen Kerne der Embryosackanlage, den er als Basilarkern bezeichnet, sich vollzieht[5]). Für *Tulipa Gesneriana* bemerkt A. Ernst, daß der untere Tochterkern des ersten Kernteilungsschrittes in der Embryosackanlage größer wie der andere wird[6]). Ob bei der hierauf folgenden Teilung des unteren Kerns mehr Chromosomen in ihm als in seinem oberen Schwesterkern auftreten, vermochte

---

1) Einiges über Characeen und Amitose. Wird in der Festschrift für Wiesner, S. 24 ff. erscheinen.

2) Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa Gesneriana* L. Flora, Bd. 88, 1901, Taf. IV, Fig. 4—14.

3) L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. d. sc. nat. Bot., 8. sér., t. XI, 1900, p. 365.

4) Das hatten bereits richtig angegeben M. Treub und J. F. A. Mellink in Notice sur le développement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. Archives néerlandaises des sciences exactes et naturelles, t. XV, 1880, p. 455.

5) a. a. O., S. 370, 372.

6) a. a. O., S. 40.

A. Ernst nicht sicher zu entscheiden. Darüber vermag ich aber, auf Grund eigener Beobachtungen, Auskunft zu geben. Der untere Kern der Embryosackanlage von *Tulipa Gesneriana* verhält sich genau so wie jener der Lilien. Es stellt sich in einem Worte in ihm dieselbe Vermehrung der Chromosomen wie in dem gleichen Kern der Lilien ein und sie hat die nämlichen Ursachen. Die Gestalt, welche die Tochterkerne des unteren Kerns erhalten, stimmt im wesentlichen auch mit *Lilium* überein, wie das die M. Treubschen, J. F. A. Mellinkschen[1]) und A. Ernstschen[2]) Abbildungen bereits zeigen. Weiter werden von Treub-Mellink und von A. Ernst auch Angaben über abnorme Teilungsvorgänge der Kerne im unteren Embryosackende von *Tulipa Gesneriana* gemacht, aus denen, wie es scheint auch noch weitere Anknüpfungspunkte für den Vergleich mit *Lilium* sich ergeben würden. Meine Präparate reichten nicht bis zu diesen Stadien, so daß ich sie aus eigener Anschauung nicht kenne.

Die Wahrnehmung, daß an den *Lilium Martagon*-Exemplaren unseres botanischen Gartens die unteren, zuerst angelegten Knospen der Blütenstände normalchromosomig in allen Kernen ihrer Embryosackanlagen waren, und daß erst in den höher gelegenen, späteren Knospen sich die vermehrte Chromosomenzahl im Chalazalkern einstellte, und im Anschluß an sie sich die abnorme Teilung des unteren seiner Tochterkerne vollzog, regte die Frage an, ob die Samenanlagen aller Blüten einer Pflanze in gleichem Maße fruchtbar seien. Die Einflüsse, durch welche Hypertrophien der Chalazalkerne veranlaßt werden, könnten ja auch die weiteren Vorgänge im Embryosack, in günstiger oder ungünstiger Weise, beeinflussen. Soweit meine Nachforschungen reichen, ist das aber nicht der Fall. An solchen Blütenständen von *Lilium Martagon*, die überhaupt Früchte und Samen angesetzt haben, ist eine Bevorzugung bestimmter Blüten nicht nachzuweisen. An den Exemplaren unseres Gartens konnte ich das in diesem Jahre nicht verfolgen, da wir deren sämtliche Blüten dem Zweck der Untersuchung geopfert hatten. An den steilen Abhängen der Nürburg bei Adenau, wo *Lilium Martagon* im wilden Zustande sehr zahlreich vertreten ist, waren im letzten Sommer, wohl infolge ungünstiger Witterungsverhältnisse, nur vereinzelt fruktifizierende Exemplare zu finden. An

1) a. a. O., Taf. X, Fig. 13.
2) a. a. O., Taf. IV, Fig. 12—14.

ihnen hatten beliebige Blüten Frucht angesetzt. Doch war die Zahl der Beobachtungen zu gering, um allgemeine Schlüsse zu gestatten. Dies wurde mir aber an einem andern Standort des *Lilium Martagon* möglich, den ich von Vevey aus aufsuchen konnte. Denn die Pflanze ist häufig an einem Bergabhang oberhalb Montreux, den man erreicht, wenn man statt in die Gorge du Chauderon einzutreten, den Weg aufwärts, rechts von ihr einschlägt. Ein jedes Exemplar der Pflanze, das in unsere Hände dort kam, hatte Früchte erzeugt, und zwar war das ohne Unterschied, aus diesen oder jenen Blüten geschehen. Daß es nicht etwa eine intensive Gartenkultur ist, welche die Chromosomenvermehrung im unteren Embryosackende dieser Pflanzen anregt, dafür lassen sich selbst die Exemplare unseres botanischen Gartens anführen. Denn sie wachsen in ihm, lange schon sich selbst überlassen, an einer schattigen Stelle im Rasen. Auch wurde dasselbe Verhalten für die Chromosomen der Nürburger Pflanzen konstatiert.

Aus den Untersuchungen, die John M. Coulter, Charles J. Chamberlain und John H. Schaffner bei *Lilium philadelphicum* anstellten und gemeinsam in der Botanical Gazette im Jahre 1897 veröffentlichten[1]), geht hervor, daß auch bei dieser Lilie es Blüten geben muß, die in den beiden Enden ihrer Embryosäcke gleiche, und solche die verschiedene Chromosomenzahlen führen. Denn Coulters Figuren des zweiten Teilungsschrittes[2]) zeigen das verschiedene Verhalten des oberen und des unteren Kernes an. Coulter begnügt sich im Text[3]) mit der Angabe, daß die Mikropylarspindel die reduzierte Chromosomenzahl führt, die Antipodialspindel hingegen eine bedeutende Zunahme der Chromatinmasse aufweist. Die Schaffnerschen Bilder[4]) weisen hingegen ein völlig übereinstimmendes Verhalten der Teilungsfiguren in den beiden Embryosackenden auf.

Die *Lilium Martagon*-Pflanzen unseres Gartens fruchten verschieden reich je nach den einzelnen Jahren. Als Mottier 1897 seine Studien an ihnen anstellte und sie untereinander bestäubte, wuchsen ihre Pollenschläuche bis in die Embryosäcke hinein, doch kam es in den Eiern nicht zur vollständigen Vereinigung des

1) Contributions to the life history of *Lilium philadelphicum*, Bot. Gazette, Vol. XXIII, p. 412.

2) a. a. O., Taf. XXXII, Fig. 5, 9, 11; Taf. XXXIII, Fig. 13—15.

3) a. a. O., S. 415.

4) a. a. O., Taf. XXXIX, Fig. 37—47.

Spermakerns mit dem Eikern [1]). Die Prüfung mehrerer reifer Fruchtkapseln ergab dann weiterhin eine unvollkommene Ausbildung der Samen. Mottier [2]) suchte das in Verbindung zu bringen mit dem Antagonismus, der vielfach bei Monokotylen zwischen Samen- und Zwiebelbildung besteht und im besonderen für *Lilium candidum* schon bekannt war [3]). Im Hinblick auf die aus den Jahren 1890 und 1893 stammenden Angaben von W. O. Focke [4]), daß bei *Lilium bulbiferum* eine so weitgehende Selbststerilität herrscht, daß alle rein vegetativ, das heißt durch Brutzwiebeln, von demselben Stock abstammenden Individuen untereinander steril sind, wäre freilich auch zu berücksichtigen, ob das nicht bei unseren Exemplaren des *Lilium Martagon* die Ursache der mangelhaften Samenbildung sei. L. Guignard erwähnt bei dem von ihm untersuchten Material von *Lilium Martagon* nichts von unvollkommener Befruchtung [5]). Seine Figuren zeigen demgemäß auch zahlreiche Stadien von beginnender Keimentwicklung und von Teilungen der Endospermkerne. Aus mehreren dieser Figuren ist gleichzeitig zu ersehen, daß die Befruchtung sowie die ihr folgenden Entwicklungsvorgänge, nicht dadurch verhindert werden, daß der unterste Antipodialkern, beziehungsweise zwei solche Kerne, eine Schrumpfung erfahren hatten, somit Stadien der abnormen Teilung durchgemacht haben mußten. Auch konstatierte L. Guignard solche Erhöhung der Chromosomenzahl in den sich teilenden Endospermkernen, die auf die Aufnahme eines Polkerns mit doppelter Chromosomenzahl in das Kopulationsprodukt hinwiesen. Damals war die Beteiligung eines Spermakerns an diesem Komplex noch nicht bekannt, durch diese wird aber die Chromosomenzahl weiter vermehrt. Angenommen, der untere Polkern sei mit 24 Chromosomen ausgerüstet

---

1) a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 147.

2) Ebenda, S. 149.

3) H. Lindemuth, Über Samenbildung an abgeschnittenen Blütenständen einiger sonst steriler Pflanzenarten. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1896, S. 245; L. Jost, Über das Samenansetzen an abgeschnittenen Blütenstengeln sonst steriler Pflanzen. Bot. Ztg. 1897, II. Abt., S. 17.

4) Versuche und Beobachtungen über Kreuzung und Fruchtansatz bei Blütenpflanzen. Abh. d. naturwiss. Ver. in Bremen, Bd. XI, S. 413, und Über Unfruchtbarkeit bei Bestäubung mit eigenem Pollen. Ebenda, Bd. XII, S. 409; vgl. auch L. Jost, Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Ztg. 1907, I. Abt., S. 95.

5) Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. Bull. de la soc. bot. de France, T. XXXVI, 1890, p. c., Taf. II—IV, und Nouvelles études sur la fécondation. Ann. d. sc. nat. Bot., 7. sér., T. XIV, 1891, S. 163, Taf. 14—16.

gewesen, so käme den Endospermkernen das Vierfache der haploiden Chromosomen, also 48 Chromosomen, zu. Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier nochmals darauf hinzuweisen, daß diese Kopulationsvorgänge, die zur Bildung des Endospermkerns führen, von der Chromosomenzahl nicht beeinflußt werden [1]), während ein apogames, mit der diploiden Chromosomenzahl angestelltes Ei, sich bereits weigert, einen Spermakern aufzunehmen. — Von E. Overton [2]), der *Lilium Martagon* in Zürich untersuchte, wird eine mangelhafte Fertilität der Pflanze auch nicht hervorgehoben, während er verschiedene Angaben über Keimentwicklung macht. — Samen von *Lilium Martagon*, die an der Nürburg und oberhalb Montreux geerntet waren, erwiesen sich nur zum Teil als keimfähig; das war hingegen der Fall bei Samen, die von Gartenexemplaren in Vevey stammten, und schon äußerlich durch ihre gute Ausbildung auffielen. So weit es auf etwaigen Antagonismus zwischen Samen- und Zwiebelbildung ankommt, mag bei kräftiger Ernährung das Material für beide reichen.

In meiner Arbeit über Apogamie der Eualchimillen, die 1905 erschien [3]), äußerte ich mich zu dem Ausnahmefall von *Lilium* folgendermaßen: „Bei *Lilium* wird die Embryosackmutterzelle direkt zur Embryosackanlage, und so kommt es, daß die beiden ersten Kerne der Embryosackanlage der heterotypischen Teilung ihre Entstehung verdanken. In beide Kerne treten somit die Chromosomen mit der im heterotypischen Teilungsschritt vorbereiteten Längsspaltung ein. Diese Vorbereitung, so läßt sich vorstellen, könnte, bei kräftigerer Ernährung des antipodialen Kerns, zur frühzeitigen Trennung der Längshälften jedes Chromosoms führen und damit die Gesamtzahl der Chromosomen entsprechend vermehren. Durch die frühzeitige Trennung wären vielleicht aber auch die Bedingungen zum Eintritt einer neuen Längsspaltung geschaffen.“ — Diese Annahme wieder-

---

1) Im Embryosack von *Peperomia hispidula* hat Duncan S. Johnson neuerdings sogar 14 haploide Kerne zum sekundären Embryosackkern verschmelzen sehen. Rechnet man einen Spermakern diesem Komplex hinzu, so wäre in dem in Teilung eintretenden Endospermkern jedes Chromosom 15 Mal vertreten. Die Teilung ist von Scheidewandbildung begleitet und führt zur Anlage eines Endosperms von annähernd 40 Zellen. A new type of embryosac in *Peperomia*, John Hopkins Univ. Circ. 1907, No. 3, p. 19.

2) Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung und Vereinigung der Geschlechtsprodukte bei *Lilium Martagon*. Festschrift für Kölliker, 1891, S. 184.

3) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, S. 142.

holte ich in meiner Arbeit über Apogamie bei *Marsilia*[1]). Sie war, wie sich nunmehr zeigt, durchaus zutreffend.

Im allgemeinen pflegt man zu behaupten, daß eine Theorie gut ist, wenn sie die Ergebnisse späterer Forschung vorauszusehen vermag. Da mir das für den Fall von *Lilium*, der meinen Ansichten über die Individualität der Chromosomen zu widersprechen schien, gelang, so darf ich dies wohl als eine nicht unwesentliche Stütze meiner theoretischen Anschauungen betrachten.

Dessen ungeachtet glaubt R. Fick[2]), daß für die Individualitäts- und Kontinuitätshypothesen der Chromosomen keinerlei Beweise vorliegen. Aus der Konstanz der Chromosomenzahl dürfe sie nicht erschlossen werden, denn diese sei etwas Selbstverständliches. Wir dürften uns über sie nicht mehr wundern, wie über eine bestimmte Zahl von Staubfäden. Daher R. Fick an die Stelle der Kontinuitätshypothese der Chromosomen seine Manöverierhypothese[3]) setzt. Diese Hypothese „betrachtet die Chromosomen nicht als mehr oder weniger selbständige Individuen, sondern lediglich als taktische Formationen des Chromatins, die nur dann auftreten, wenn es auf eine regelmäßige Verteilung des Chromatins ankommt.“ Sie treten auf und vergehen nicht anders wie die Kernspindeln. Die Formierung von Chromosomen ist nach R. Fick nur zur geregelten Verteilung des Chromatins bei Kernteilungen nötig. Sie stellen die dem Teilungsmechanismus bei jeder Organismenart angepaßten Chromatinportionen dar, die in der Kernruhe wieder verschwinden. Sie sind die Manöveriereinheiten in dem R. Fickschen Manöverierbilde. Sie würden als typische, notwendige Formationen auftreten, auch wenn der Inhalt der Chromosomen vor und nach dem Ruhestadium ein völlig anderer wäre. R. Fick hält seine Manöverierhypothese für besser als die Individualitätshypothese, weil sie nicht Dinge annimmt und voraussetzt, die wir eingestandnermaßen nicht sehen können, die vielmehr dem Augenschein direkt widersprechen.

Mir scheint das Entgegengesetzte der R. Fickschen Auffassung zuzutreffen. Denn gerade von Vorgängen, welche die R. Ficksche Hypothese stützen könnten, ist nirgends in den diesbezüglichen Objekten etwas zu bemerken, während eine ganze Anzahl direkt ver-

1) Flora, Bd. 97, 1907, S. 165.

2) Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, herausgegeben von Fr. Merkel und R. Bonnet, Bd. XVI, 1906, Anatom. Hefte, II. Abt., Sonderabzug S. 85.

3) a. a. O., S. 114; R. Fick verweist dort auch auf seine früheren Arbeiten.

folgbarer Erscheinungen davon zeugt, daß sich dieselben Bezirke der ruhenden Zellkerne in den Prophasen der Teilungsschritte voneinander sondern, um immer wieder dieselben Chromosomen zu rekonstruieren. Ich werde zunächst an solche botanische Tatsachen erinnern, die in das Bereich meiner eigenen Erfahrungen fallen. So läßt sich bei rasch aufeinander folgenden Teilungen in den protoplasmatischen Wandbelegen angiospermer Embryosäcke und in ihrem jugendlichen Endosperm unschwer feststellen, daß sich die Chromosomen in den Prophasen genau in der Lage wieder heraussondern, in der sie während der Anaphasen in die Kerne aufgenommen wurden. Dieses geschieht selbst in den Fällen, in welchen die Teilungsachse des Tochterkerns anders als die ihres Mutterkerns sich richten wird. Das macht dann im Einzelfall ziemlich komplizierte Umlagerungen der Chromosomen nötig[1]), die bei einer taktischen Formierung vermieden werden sollten, in Wirklichkeit aber nicht vermieden werden können, weil eben die einzelnen Chromosomen bestimmten Bezirken des ruhenden Kernes entsprechen. — In Pollenmutterzellen mit zwei rasch aufeinanderfolgenden Teilungen, die durch ein volles Ruhestadium nicht getrennt werden, drängte sich den Beobachtern schon frühzeitig die Vorstellung einer Kontinuität der Chromosomen, von der Anaphase des ersten Teilungsschrittes bis zur Prophase des zweiten auf. Die Ansichten gingen meist nur in der Entscheidung darüber auseinander, ob die Chromosomen dieser ersten Anaphase sich mit den Enden vereinigen, oder ob sie, ohne dies zu tun, die Zeit bis zur folgenden Prophase, die „Interkinese"[2]), überdauern. Victor Grégoire und A. Wygaerts hatten es in einer speziell darauf gerichteten Arbeit bereits „sehr wahrscheinlich" gemacht, daß in den Gewebezellen von *Trillium grandiflorum* die nämlichen Chromosomen, die in der Telophase bestimmte Bezirke des ruhenden Kerngerüstes liefern, sich wieder in der nächsten Prophase aus ihnen herausbilden[3]). Noch viel bestimmter klingen die Ergebnisse einer neuen Arbeit von V. Grégoire über den ruhenden und sich teilen-

1) Vgl. einige Angaben hierzu in meinen Histologischen Beiträgen, Heft I, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreiche, 1888, S. 70 ff.

2) Die Bezeichnung, die V. Grégoire dem Abschnitt zwischen dem heterotypischen und homöotypischen Teilungsschritt gab: Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, I. La Cellule, t. XXII, 1905, p. 226.

3) La reconstitution du noyau et la formation des Chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium grandiflorum* et télophase homœotypique dans le *Trillium cernuum*, La Cellule, t. XXIII, 1903, p. 15.

den Kern der Wurzelzellen von *Allium*-Arten und die Interkinese zwischen der heterotypischen Telophase und der homöotypischen Prophase von *Paris quadrifolia*[1]). Hier faßt V. Grégoire seine Beobachtung in den Sätzen zusammen: „Es bildet sich bestimmt kein kontinuierlicher Knäuel in den Telophasen: die Chromosomen treten unabhängig in das ruhende Kernnetz ein; ebenso ist es sicher, daß in der Prophase kein kontinuierlicher Knäuel entsteht: die Chromosomen treten individualisiert aus dem ruhenden Netzwerk heraus. Ebenso wenig vollzieht sich eine seitliche Vermischung (confusion) zwischen den Chromosomen in der Telophase oder Prophase. Alles, was in der Telophase und Prophase sich wahrnehmen läßt, vereint mit dem, was die Bildung des Netzwerkes und der Chromosomen zeigt und was sonstige Erscheinungen aufweisen, begründet fest die These von der Autonomie der Chromosomen“[2]). V. Grégoires Schilderungen und Abbildung der in Betracht kommenden Vorgänge sind so eingehend und sorgfältig, daß sich mit Recht behaupten läßt, daß die Ergebnisse, zu denen er kommt, nicht Versicherungen des Gegenteils, dem Stand der jetzigen Forschung entsprechen.

Sehr entschieden läßt das Fortbestehen der Chromosomen in dem Ruhezustand des Kernes auch durch die Fälle sich stützen, in welchen die einzelnen Chromosomen durch eine dichtere Stelle im Gerüstwerk dauernd sich markieren. O. Rosenberg konnte in seinem Aufsatz „Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich“[3]) derartige Beispiele für Pflanzen aus verschiedenen Familien anführen. Er zählte im Gerüstwerk ruhender Kerne bestimmter Gewebe von *Capsella*, *Zostera*, *Calendula* soviel dichtere Stellen als Chromosomen bei den Mitosen sich einstellen. Dieser Befund wird in seiner Tragweite nicht durch solche Fälle abgeschwächt, wo das Gerüstwerk der ruhenden Kerne eine unbestimmte Zahl von körnigen Ansammlungen aufweist. Denn solche Ansammlungen können von verschiedener Natur sein, ihnen somit eine verschiedene Bedeutung zukommen. Fr. Laibach[4]) hat im hiesigen botanischen Institut die Cruciferen, weil sie sich als besonders geeignet hierzu erwiesen, eingehend auf die in Frage stehen-

---

1) La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (Racines d'Allium), La Cellule, t. XXIII, 1906, p. 311.

2) a. a. O., S. 350.

3) Flora, Bd. 93, 1904, S. 251.

4) Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. XXII, Erste Abt., 1907, S. 191 ff. u. Taf. VIII.

den Verhältnisse untersucht. Das interessante Ergebnis war, daß verschiedene Repräsentanten dieser Familie in der Zahl der in den ruhenden Kernen ihrer Gewebe sich markierenden Chromatinansammlungen nicht übereinstimmen, daß diese Zahl aber für die untersuchte Spezies konstant ist, und der Zahl der Chromosomen in den Mitosen jedesmal entspricht. Diese Zahlen waren für *Capsella bursa pastoris* und *Brassica Napus* 32, für *Lunaria biennis* 24, für *Sisymbrium strictissimum*, *Iberis pinnata* und *Alyssum*-Arten 16, für *Stenophragma Thalianum* endlich 10. Das spricht doch wohl für ein Fortbestehen im ruhenden Kern derjenigen Substanzverteilungen, die sich nach vollzogener Mitose aus der Vereinigung der Chromosomen ergeben hatten. — Im Sinne der Individualitätslehre der Chromosomen wurde meine Auffassung auch stets durch die Fälle beeinflußt, in welchen ungleich große Chromosomen sich in demselben Größenverhältnis und derselben Zahl aus dem Gerüstwerk des ruhenden Kerns für jede neue Mitose heraussondern[1]). Das Festhalten nicht nur an der Zahl, sondern auch der Größe erscheint mir vom Standpunkt der Individualitätslehre fast selbstverständlich, während mir irgend welche taktische Gründe für eine solche Erscheinung nicht einleuchten wollen. — Ebenso hat mir die paarweise Gruppierung der Chromosomen in diploiden Kernen, wobei diese Chromosomen bei verschiedener Größe, dieser Größe entsprechend zueinander halten, sowie auch das Fortbestehen einer erhöhten Zahl von Chromosomen in den Verschmelzungsprodukten diploider Kerne[2]), als Beweismaterial für die Individualität der Chromosomen gegolten und ich vermag auch nicht von dieser Auffassung mich loszusagen. Endlich läßt sich die Vorstellung einer qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen, für die ich ebenfalls eintrete[3]), und für die Th. Boveris soeben erschienenes sechstes Heft der Zellen-Studien[4]) wichtiges neues Beweismaterial, das er der Entwicklung dispermer Seeigel-Eier abgewinnt, bringt, doch nur mit Gewalt in die Manöverierhypothesen hineinzwängen.

---

1) Eine Verschiedenheit der Chromosomen in Größe und Gestalt fiel mir schon 1882 in der Kernplatte der Pollenmutterzellen von *Funkia Sieboldiana* beim ersten Teilungsschritt auf. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne usw. Archiv f. mikr Anat., Bd. XXI, 1882, der Separatausgabe S. 19.

2) Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Mein Aufsatz in den Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 482; im besonderen S. 501 ff.

3) Vgl. ebenda, S. 512.

4) Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes, 1907.

Denn sind die Chromosomen qualitativ verschieden, so liegt doch ein triftiger Grund vor, daß die sie zusammensetzenden Erbeinheiten nicht mit den andern vermengt werden, vielmehr in dem Bezirk verbleiben, aus welchem das gegebene Chromosom sich wieder heraussondern soll. Die Zusammenziehung der Erbeinheiten, die jedem einzelnen Chromosom angehören, auf ein stäbchenförmiges Gebilde, ist für die Halbierung dieser Einheiten, wie sie in der Längsspaltung der Chromosomen ihren sichtbaren Ausdruck findet[1]), anscheinend nötig. Anderseits mag die Ausbreitung der Erbeinheiten innerhalb des wabig-netzartigen Gerüstwerkes, in welches sich die Chromosomen nach abgeschlossenem Teilungsvorgang verwandeln, um den sogen. Ruhezustand des Kerns herzustellen, dazu dienen, ihre spezifische Wirksamkeit im einzelnen zu erleichtern. Daß die feine Verteilung der Kernmasse mit einer ganz bestimmten Aufgabe zusammenhängt, ist schwerlich zu bezweifeln. — Wie es etwa um die Chromosomen ausschauen könnte, wenn sie nicht ihre Individualität im ruhenden Zellkern zu bewahren brauchten, das könnten wir vielleicht dem Verhalten der Nukleolen entnehmen, deren Substanz nicht nur im Kern, sondern auch im Cytoplosma herumvagiert. Mit Recht können wir daraus schließen, daß den Nukleolen eine abgegrenzte Individualität nicht zukommt. Hier ergibt die direkte Beobachtung Anknüpfungspunkte für eine solche Folgerung, für die Chromosomen ist, im Anschluß an sichtbar werdende Erscheinungen, nur das Gegenteil anzunehmen.

Daß die Kerne die Sonderung ihrer Chromosomen bei der Teilung unterlassen, wenn ihre erbgleiche Halbierung nicht nötig ist, und daß sie sich dann amitotisch durchschnüren, daran sei auch an dieser Stelle wieder erinnert. Die Characeen lehren[2]), daß eine solche Vermehrung der Kerne einsetzen kann in der Vollkraft ihrer Entwicklung. Bedingung ist nur, daß fortan solche Kerngenerationen auf eine ernährungsphysiologische Tätigkeit beschränkt bleiben, zur Auslösung spezifischer Bildungsvorgänge sind sie nicht mehr tauglich.

Ich habe soeben hervorgehoben, daß die paarweise Vereinigung der Chromosomen, wie sie mir besonders deutlich in Polansichten von Kernplatten diploider pflanzlicher Kerne entgegentrat, durch-

---

1) Unsere Fig. 39 (Taf. III), die diesen Vorgang sehr schön zeigt, kommt weiterhin zur Behandlung.

2) Zu vergleichen wäre im besonderen noch mein Aufsatz: Einiges über Characeen und Amitose in der Festschrift für Wiesner, 1908, S. 24.

aus für die Individualität der Chromosomen, im Sinne, wie ich diese Individualität fasse[1]), spricht. Ich habe das in meiner Arbeit über die Individualität der Chromosomen und die Propfhybriden-Frage eingehend erörtert[2]) und verweise auf meine dortige Begründung. Ich halte es hiernach für mehr als wahrscheinlich, daß die in den Paaren zueinander haltenden Chromosomen homolog sind und daß sie die einander entsprechenden Chromosomen väterlichen und mütterlichen Ursprungs darstellen. Meine Auffassung geht dahin, daß sie uns dieselben Chromosomen vorführen, die bei der Reduktionsteilung sich zu einem Element der Kernplatte vereinigen, um sich hierauf zu trennen und als ganze Chromosomen, auf die beiden Tochterkerne verteilt zu werden. Wo die Chromosomen ungleich groß sind, bilden gleich große in den diploiden Kernen die Paare, genau so wie sie gleich groß sich zu den Elementen der Kernplatte bei der Reduktionsteilung vereinigen. In den haploiden Kernen fehlt diese Paarbildung und, so weit Größen- oder Formverschiedenheiten an den Chromosomen festzustellen sind, zeigen sie sich als Merkmale von Einzelchromosomen im Bilde. Das sind alles Erscheinungen, die sich von dem Standpunkte aus, den ich einnehme, ohne weiteres begreifen lassen. Ihnen steht die folgende Ansicht von R. Fick gegenüber: „Die gleiche Länge“ und das gleiche Aussehen der Chromosomen ist natürlich absolut nicht für ihre „Homologie“ und väterliche bezw. mütterliche Herkunft beweisend, sondern könnte sehr wohl durch Kapillaritätserscheinungen oder ähnliche mikrophysische Kräfte bewirkt werden, durch die die beiden so nahe aneinander liegenden Gebilde zu gleicher Form ausgezogen werden usw.[3]). In den haploiden Kernen, wo keine Paarbildung erfolgt, scheinen danach solche Kräfte zu versagen.

Bei der verhältnismäßig bedeutenden Zahl und Länge der Chromosomen in den Gewebekernen der Lilien fallen die Paare weniger auf, sind meist überhaupt nicht zu erkennen. Denn die Chromosomen müssen sich in ihrer gegenseitigen Lage den Raumverhältnissen anpassen, dabei zusammendrängen, so daß kein merklicher Abstand die Unterscheidung der Paare erleichtert. Zudem sind Größenunterschiede der Chromosomen bei Lilien nicht in dem Maße auffällig, daß sie als wiederkehrendes und charakteristisches

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 504.
2) Ebenda, S. 482 ff.
3) Vererbungsfragen usw., a. a. O., S. 67.

Merkmal verwertet werden könnten. Immerhin gelingt es Bilder aufzufinden, die zu dem Schluß berechtigen, daß die Vereinigung in Paare auch für die Elemente dieser Kerne gilt. Das zeigt unsere Figur 1, Taf. I, in welcher eine Anzahl Paare sich mehr oder weniger deutlich markiert und die ich mit Absicht so gewählt habe, daß sie einen öfters vorkommenden, nicht etwa einen ganz besonders günstigen Fall zur Anschauung bringt. Bemerkt sei, daß ich nicht sämtliche 24 Chromosomen in diese Figur eintrug, vielmehr nur die, welche sich bei der Einstellung auf die obere Hälfte des Bildes zeigten. Dieses führt uns eine Kernplatte in Polansicht vor. So unmittelbar einleuchtend für Paarbildung von Chromosomen ist es nicht, wie jene Bilder aus den Wurzelspitzen von *Pisum*, die ich in meiner neulichen Arbeit veröffentlichte[1]). Doch eben deshalb schien mir seine Aufnahme unter meine jetzigen Figuren wünschenswert, soll es doch zeigen, was unter Umständen von solchen Bildern zu erwarten ist. Ein nicht deutliches Vortreten der Paare in diploiden Kernen darf nicht als Beweis für ihr Nichtbestehen gelten. Entscheidend sind die günstigen Fälle, und von ihnen aus der Schluß auf die andern zwingend. Denn eine Erscheinung von so prinzipieller Bedeutung muß allgemein Gültigkeit haben. Der Umstand, daß man bisher diploide Zellkerne mit zahlreichen und langen Chromosomen vorwiegend studiert hatte, brachte es mit sich, daß die Anordnung dieser Chromosen zu Paaren nicht auffiel. Auch blieb sie wohl öfters unbeachtet, weil man ihr keine Bedeutung beilegte. Um so lehrreicher müssen unter diesen Umständen solche Bilder erscheinen, die eine derartige Anordnung zeigen, ohne daß der beigefügte Text sie erwähnt. So die Fig. 1 eines Aufsatzes, den J. M. Geerts im April dieses Jahres der deutschen botanischen Gesellschaft einsandte[2]). Das Bild stellt die Äquatorialplatte einer Zelle aus dem Staubfaden von *Oenothera Lamarckiana* vor. Auch in der schräg gelegenen Äquatorialplatte eines Kernes aus der Samenanlage derselben Pflanze (Fig. 2) fällt die gleiche Anordnung, wenn auch weniger deutlich, auf. Da Geerts' Aufsatz in den letzten Tagen des Monats Mai erschien, konnte er nicht mehr für meine Arbeit über die Individualität der Chromosomen verwertet werden. Das Erscheinen dieser meiner Arbeit Anfang August, veranlaßte J. M. Geerts die Übereinstimmung seiner Figuren mit

1) a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, Taf. V.

2) Über die Zahl der Chromosomen von *Oenothera Lamarckiana*, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1907, Taf. VI

meinen Angaben in einem an mich gerichteten Briefe hervorzuheben. Meine frühere Mitteilung über das Bestehen solcher Paare in der Arbeit über typische und allotypische Teilung[1]), war J. M. Geerts nicht aufgefallen, so daß er völlig unbeeinflußt von ihr seine Zeichnungen ausführte. In Wirklickeit sind die Chromosomenpaare auch schon abgebildet worden von L. Guignard im Jahre 1901 in einer Kernplatte des Eies von *Najas major*[2]). Dieses Bild fiel mir jetzt erst auf, bei Durchsicht der Arbeiten, in denen ich Aufklärung über das Verhalten der Spermakerne in den Pollenschläuchen suchte. Es hätte mir schon früher Dienste leisten können, als mich die Frage nach dem Schicksal der vom Spermakern und Eikern stammenden Chromosomen im Keimkern beschäftigte[3]). Aus dem Vergleich der haploiden und diploiden Kerne von *Funkia* und *Galtonia* schloß ich damals, daß die homologen Chromosomen der beiden Geschlechtskerne sich sofort, oder doch bald, in Paaren zusammenfinden. Die von L. Guignard untersuchte *Najas* führt nur sechs Chromosomen in ihren haploiden Kernen. In den Gewebezellen derselben Pflanzen hatte L. Guignard zwölf Chromosomen gezählt. Diese Zahl fand er auch in der Kernplatte des befruchteten Eies und er zeichnete sie in Polansicht, um dies vorzuführen. Andre Absichten verband er damit nicht, wie er denn auch seine Zeichnung nur bei einer relativ schwachen Vergrößerung (540 Mal) ausführte. Trotzdem zeigt das Bild ganz deutlich die zwölf Chromosomen zu sechs Paaren angeordnet. Dieser Eindruck steigert sich beim Vergleich dieses Bildes mit polaren Ansichten haploider Kernplatten, die L. Guignard für dieselbe Pflanze früher veröffentlicht hatte[4]). Es sind das Kernplatten aus der Teilung des Pollenkernes in die generative und vegetative Zelle. Die sechs Chromosomen dieser haploiden Kernplatten zeigen sich im Gegensatz zu den zwölf diploiden, völlig unabhängig voneinander verteilt. L. Guignard fiel schon in seiner ersten *Najas*-Arbeit die verschiedene Größe der Chromosomen bei dieser Pflanze auf[5]). Dasselbe trat ihm auch in seiner späteren Arbeit entgegen. Es ist nicht zu bezweifeln,

1) Bereits Mitte 1905 erschienen.

2) La double fécondation dans le Najas major, Journ. de Bot., t. XV, 1901 p. 210, Fig. 11.

3) Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 19

4) Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le Najas major. Arch. d'anat. microsc., t. II, 1899, p. 472 und Taf. XX, Fig. 70—72.

5) a. a. O., S. 465, 472.

daß die Chromosomenpaare in der Kernplatte, die der Keimkern bildet und die L. Guignard in seiner zweiten Arbeit über *Najas* abgebildet hat, aus je zwei gleich großen Chromosomen hervorgehen und daß somit die homologen Chromosomen von Spermakern und Eikern sich schon in den Prophasen des ersten Teilungsschrittes des Keimkerns zusammenfinden[1]). Das wäre in dem Guignardschen Bilde, wenn er es bei Beachtung dieser Verhältnisse und stärkerer Vergrößerung gezeichnet hätte, noch deutlicher hervorgetreten. So auch in den Ansichten diploider Kernplatten aus dem Archespor der Anthere, in seinem ersten Aufsatz[2]). In manchen der dort abgebildeten Kernplatten fallen übrigens einzelne von gleich großen Chromosomen gebildeten Paare in völlig überzeugender Weise auf[3]).

In meiner kürzlich in dieser Zeitschrift veröffentlichten Arbeit über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage[4]), glaube ich den Nachweis geführt zu haben, daß in Erbsenwurzeln, in welchen durch Chloralisierung Kernverschmelzungen herbeigeführt werden, keine autoregulative Verminderung der Chromosomenzahl in den Verschmelzungsprodukten sich vollzieht. Damit war eines der botanischen Beispiele beseitigt, das gegen die Individualität der Chromosomen oft zeugen mußte. Ich hoffe, daß mir nunmehr der Nachweis gelungen ist, daß auch die unteren Embryosackkerne von *Lilium* sich zu einer solchen Beweisführung nicht brauchen lassen. Blieben noch, als letztes botanisches Objekt jene Wurzelknöllchen von *Podocarpus* übrig, in welchen K. Shibata[5]), laut seinen Angaben, auf amitotische Teilungen der Kerne, regelrechte Mitosen folgen sah. Ich erinnere zunächst kurz an den Sachverhalt. In den von dem endotrophen Pilz befallenen Wirtszellen vermehrt sich der ursprüngliche Kern amitotisch. Wenn dann

---

1) Wenn eine solche Durchdringung von Spermakern und Eikern sich im Pflanzenreich in ganz vereinzelten Fällen nicht vollzieht, so hat das seine guten Gründe, die ich in dem Aufsatz über typische und allotypische Kernteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905, S. 21, des näheren entwickelt habe.

2) a. a. O., Taf. XIX, Fig. 5, 10, 12.

3) So für mehrere Paare in der Fig. 5, die nach der Tafelerklärung die Bildung der Kernspindel und der Kernplatte zeigt und so auch für mindestens drei Paare in der Fig. 10, von der es in der Tafelerklärung heißt: Kernspindel von einem Pol aus gesehen, in schräger Lage.

4) Bd. XLIV, 1907, S. 482.

5) Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII, 1902, S. 646.

die Pilzverdauung durch den Wirt sich eingestellt hat und das Pilzmycel bis auf Reste verschwunden ist, runden sich die Kerne der Wirtszelle wieder ab und nehmen ein normales Aussehen an. Sehr oft trifft man, nach K. Shibata, in solchen Zellen Kerne an, die bei innigem Kontakt, in einer gemeinsamen, dichten Plasmamasse eingebettet liegen. Ob das schließlich zu ihrer Verschmelzung führt, kann K. Shibata nicht bestimmt sagen. Die meisten Kerne wurden hierauf desorganisiert; doch traf K. Shibata auch „ungemein hypertrophierte" Kerne an, die sich in typischer Mitose befanden. Die Teilungsfigur wies in solchen Fällen dieselbe Zahl von Chromosomen auf, welche den Gewebezellen dieser Pflanze zukommt, doch entbehrte sie differenzierter Spindelfasern. Eine Zellteilung folgte der Mitose nicht und gingen die erzeugten Tochterkerne in den kollabierenden Knöllchenzellen, ebenso wie alle andern zugrunde. Um ein so eigentümliches Verhalten meinen sonstigen Erfahrungen anschließen zu können, äußerte ich in meiner Arbeit über die Individualität der Chromosomen[1]) die Vermutung, daß die von K. Shibata beobachteten, die volle Chromosomenzahl aufweisenden Teilungsfiguren, dem Verschmelzungsprodukt aller zuvor aus dem ursprünglichen Kern der Zelle amitotisch erzeugten Kerne, entstammen. Durch einen solchen Vorgang würde die volle Chromosomenzahl in dem mitotischen Teilungsbilde aufhören, völlig unverständlich zu sein. Als merkwürdige Tatsache bliebe nur bestehen und wäre als solche hinzunehmen, daß die Wiedervereinigung amitotischer Teilungsstücke zum ursprünglichen Kern in so richtiger Weise sich zu vollziehen vermöge. Denn es müßten die einzelnen Teilstücke in der ursprünglichen Weise sich wieder aneinander gefügt haben.

Die Vorgänge in den *Podocarpus*-Knöllchen waren mir zur Zeit, als ich solche Betrachtungen anstellte, aus eigener Anschauung nicht bekannt. Ich nahm aber im Juni dieses Jahres (1907) entsprechende Untersuchungen auf, die mir für einen Aufsatz über Amitose dienen sollten[2]). Ich fand dabei, daß die in amitotische Teilung eintretenden Kerne der *Podocarpus*-Knöllchen ganz ähnliche Veränderungen durchmachen, wie die zu dem gleichen Vorgang sich vorbereitenden Internodialkerne der Characeen. Sie er-

1) a. a. O., S. 507.

2) Es handelt sich um den schon zitierten Aufsatz „Einiges über Characeen und Amitose" in der Festschrift für Wiesner, 1908, S. 24. Dort auch die sonstige auf *Podocarpus*-Knöllchen bezügliche Literatur.



fahren dieselbe Verdichtung des Gerüstwerkes, dieselbe Steigerung ihres Tinktionsvermögens, dieselbe Zunahme an Nukleolen[1]). Von Mitte Juni ließ ich seitdem in regelmäßigen Zeitabständen die Knöllchen verschiedener in unserem botanischen Garten in Töpfen kultivierter *Podocarpus*-Arten mit Chromosmiumessigsäure fixieren. Das wurde bis in den Spätherbst hinein fortgesetzt. In der zweiten Augusthälfte begann die Pilzverdauung und alsbald stellten sich auch andere von K. Shibata geschilderte Erscheinungen ein. Die Kerne der Rindenzellen der Knöllchen, die der Pilz bewohnt, machten, während letzterer zu schwinden begann, rückläufige Veränderungen durch. Es sah so aus, als wenn auch ihnen der Überschuß an Stoffen, vor allem an Nukleolarsubstanz entzogen würde, der ihr Aussehen beeinflußt und ihr abnormes Verhalten veranlaßt hatte. Anfang September stellten sich bei *Podocarpus latifolia* auch mitotische Teilungen in einzelnen Zellen von ausgewachsenen Knöllchen ein. So viel derartiger Knöllchen ich aber auch studierte, in keinem Falle vermochte ich mich davon zu überzeugen, daß ein in ihnen sich mitotisch teilender Kern ein Verschmelzungsprodukt amitotischer Teilkerne sei. Doch auch K. Shibata konnte das nicht, wie er ausdrücklich hervorhebt, bestimmt sicherstellen. Daß anderseits ein solcher in erneute Mitose eingetretener Kern etwa nur einem der amitotischen Teilkerne entsprechen sollte, erschien durch die Untersuchung ganz ausgeschlossen. Ich kam zu dem Ergebnis, daß die in der Mitose innerhalb ausgewachsener Knöllchen angetroffenen Kerne sich zuvor überhaupt nicht amitotisch geteilt hatten und wohl auch nicht, was aber schwer zu kontrollieren war, extreme Veränderungen ihres Inhalts erfahren hatten. Auch K. Shibata gibt an[2]), daß manche Knöllchen ihre volle Größe erreichen, ohne Pilzinfektion zu verraten. Andere Knöllchen zeigen sich in verschiedenem Grade infiziert. In derartigen Knöllchen war es nun, daß mir die nachträglichen Mitosen besonders oft begegneten. Dabei verhielten sich auch da die Teilungsbilder durchaus so, wie sie K. Shibata schildert. Die Spindelfasern ließen sich kaum unterscheiden, der Komplex von Verbindungsfäden zwischen den Schwesterkernen war mangelhaft, meist fehlte jede Andeutung einer Zellplatte, nie kam es zu einer darauf folgenden Zellteilung. Zweikernige Zellen waren in solchen Knöllchen nicht

---

1) Weitere Angaben in dem genannten Aufsatz, S. 42.

2) a. a. O., S. 646.

gerade selten und verrieten damit die Neigung der Kerne ausgewachsener Knöllchen, nochmals in Mitose einzutreten. Im Gegensatz zu K. Shibata konnte ich feststellen, daß die Zahl 12, welche K. Shibata für die Chromosomen in den Kernplatten solcher Kerne angibt, zu niedrig gegriffen ist. Ich bin zu der Zahl 16 gelangt, die sich auch besser mit der haploiden Chromosomenzahl verknüpfen läßt, die man nach den Abbildungen von W. C. Coker[1]) aus den Kernteilungsfiguren in den Pollenkörnern von *Podocarpus coriacea* herauslesen möchte. Diese scheinen 8 Chromosomen aufzuweisen.

Es liegt bis auf weiteres somit kein Grund vor, für *Podocarpus*-Knöllchen die Hilfshypothese in Anwendung zu bringen, die ich seinerzeit aufstellte, um das scheinbar abweichende Verhalten einzelner ihrer Kerne mit der Individualitätslehre der Chromosomen in Einklang zu bringen.

Ein anderes Beispiel aus dem Pflanzenreich, für welches eine ähnliche Hilfshypothese noch nötig wäre, ist mir zurzeit nicht bekannt, da von früheren Angaben dieser Art annähernd sicher feststeht, daß sie auf unrichtiger Deutung der Erscheinungen beruhten[2]). Bei ihnen handelte es sich nur um künstlich gestörte Mitosen, die das Aussehen von Amitosen angenommen hatten und nach Beseitigung der Störung wieder zur Mitose zurückkehrten. Wie weit Angaben aus dem Tierreich, die Amitosen mit Mitosen im normalen Entwicklungsvorgang miteinander abwechseln lassen, so zwar daß nach Amitosen sich wieder Mitosen mit der typischen Chromosomenzahl einstellen, noch Geltung beanspruchen können, mag dahingestellt bleiben. Zurzeit übt Th. Boveri[3]) an diesen Angaben scharfe Kritik und stellt in Abrede, daß sie erwiesen seien. Hinzu kommt aber neuerdings eine Angabe von L. Mercier[4]) über das Verhalten durch *Bacillus cuenoti* infizierter Küchenschaben *(Periplaneta orientalis)*. Die bazillenhaltigen Zellen ihres Fettgewebes sollen sich

---

1) Notes on the gametophytes and embryo of Podocarpus. Bot. Gazette, Vol. XXXIII, 1902, p. 89, Taf. V, Fig. 3.

2) Ich verweise im besonderen auf B. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904, S. 645. Dort die übrige Literatur, sowie auch in meinem Aufsatz über die Individualität der Chromosomen usw. Ebenda, Bd. XLIV, 1907, S. 482.

3) Zellen-Studien, Heft 6. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier; ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns, 1907, S. 234.

4) Sur la mitose des cellules à Bacillus cuenoti. Comptes rendus de l'Acad. des sciences, Paris, t. CXLV, 1907, p. 833.

zunächst amitotisch vermehren, dann aber an Stellen, die schwach infiziert waren, die Bazillen langsam schwinden und in den amitotisch erzeugten Zellen, sich asymmetrische, pluripolare Mitosen einstellen. Möglicherweise verhält es sich mit diesem Fall ähnlich wie mit jenem der *Podocarpus*-Knöllchen.

Wiederholt schon sind die Strukturänderungen beschrieben worden, welche das Cytoplasma der Embryosackanlage von *Lilium Martagon*, und auch anderer Lilien, auf jungen Entwicklungszuständen durchzumachen pflegt. „Neben der wie gewöhnlich netzwabigen Struktur“, schreibt David M. Mottier[1]), kann man alsdann „dicke Stränge oder Fäden bemerken“. Sie stellen eine „Art Filz oder eine dichtere Zone im Umkreis des Kerns“ dar; „manchmal treten sie als deutlich sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende der Zelle hervor, oder sie laufen auch wohl vom Kern in einer oder mehreren Richtungen strahlig nach außen“. Auch kommt es vor, daß „einige dieser Stränge oder Fäden den Kern umstrahlen, während andere im unteren Ende der Zelle zu einer besonderen Gruppe vereinigt sind. Es lassen sich weiter Fälle beobachten, in welchen der größere Teil des Cytoplasma von ähnlichen, relativ dicken Fäden, welche parallel der Längsachse der Zelle verlaufen, aufgebaut ist“. „Auf einem wesentlich späteren Entwicklungsstadium beginnt diese cytoplasmatische Differenzierung zu verschwinden,“ und erst zur Zeit, wo die Spindel erzeugt werden soll, treten neue faserige Strahlungen um den Kern auf. Letztere nehmen beim Dreifarbenverfahren die dem Kinoplasma zukommenden Töne an, während die faserigen Bildungen der jüngeren Zustände sich in ihrem Färbungsvermögen, nach Mottier, von den netzwabigen Teilen des Cytoplasma nicht unterscheiden.

Ähnliche Erscheinungen hatte vor Mottier bereits Henry H. Dixon[2]) in den Embryosackmutterzellen von Lilien beobachtet und später als Mottier, M. und P. Bouin[3]) sich bei *Lilium, Tulipa* und *Fritillaria* speziell mit ihnen befaßt. M. und P. Bouin fanden, daß diese Gebilde mit Energie basische Farbstoffe fest-

1) a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 125 ff.

2) On the chromosomes of *Lilium longifolium*. Proceedings of the Roy. Irish Acad., 3. Ser., Vol. III, 1895, S. 716.

3) Sur la présence des filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule mère du sac embryonnaire des Liliacées, Bibliographie anatomique, 1898.

halten, welche sich elektiv auch auf dem Chromatin des Kerns fixieren, so Safranin, Gentianaviolett und besonders Heidenhainsches Eisenhämatoxylin.

Mir drängten sich diese Gebilde, bei meiner jetzigen Untersuchung, ebenfalls fortdauernd in den Embryosackmutterzellen von *Lilium Martagon*, deren Kern in früheren Prophasen der Teilung sich befand, auf. In den Hämatoxylinpräparaten traten sie, durch dunklere Färbung, besonders scharf hervor. Die Bilder stimmten zu der Mottierschen Schilderung, und ich würde nicht auf die ganze Erscheinung nochmals zurückkommen, hätte ihr Anblick nicht bestimmte Vorstellungen über die Ursache, durch die sie veranlaßt sein könnte, in mir angeregt. Einen der Fälle, die mir lehrreich erschienen, habe ich in der Fig. 2, Taf. I zur Darstellung gebracht. Das Bild zeigt das untere Ende einer Embryosackanlage, deren Kern sich in der Synapsis befand. Ich war bemüht, alle Einzelheiten der Struktur in meiner Zeichnung genau wiederzugeben. Wie aus ihr ersichtlich, handelt es sich an der in Betracht kommenden Stelle der Embryosackanlage nicht um ein besonderes System von in das wabig-netzartige Gerüstwerk des Cytoplasma eingefügten Fibrillen, sondern um eine Streckung dieses Gerüstwerkes selbst zu solchen Fibrillen. Extranucleare Nucleolen waren in dem Cytoplasma dieser Embryosackanlage kaum zu sehen, während sie in größerer Menge oft in solchen Embryosackanlagen anzutreffen waren, denen die fibrillären Strukturen abgingen [1]). So gewann ich den Eindruck, als wenn zwischen Nukleolarsubstanz und diesen Fibrillen eine bestimmte Beziehung bestehe und ihre Ausbildung durch diffuse Verteilung von Nukleolarsubstanz in der Grundmasse des Cytoplasma, d. h. seinem Hyaloplasma bedingt werde. Diese Aufnahme von Nukleolarsubstanz mochte nicht nur eine strangförmige Ausgestaltung, sondern auch eine Verdichtung des Hyaloplasma zur Folge haben und diese letztere ihrerseits eine mehr oder weniger vollständige Verdrängung der körnigen Einschlüsse bedingen. Je nach der Menge der aufgenommenen Nukleolarsubstanz und dem Grade der Verdrängung des Körnerplasma mußte, so ließ sich annehmen, die Tinktion, bei Anwendung des

1) Damit ist nicht ausgeschlossen, daß es an Nukleolarsubstanz so reiche Embryosackmutterzellen geben könnte, daß sie gleichzeitig fibrilläre Strukturen und extranukleare Nukleolen führen; so scheint es bei dem von Coulter und Schaffner untersuchten *Lilium philadelphicum* gewesen zu sein, a. a. O., Bot. Gazette, Vol. XXIII, 1897, S. 412 ff., Taf. XXXII u. XXXVII—XXXIX.



Dreifarbenverfahren, sich von Braun bis zu jenem Violett, welches die Spindelfasern und Verbindungsfasern in gut gelungenen Präparaten zeigen, bewegen. Ein Rückzug der Nukleolarsubstanz mochte die früheren Strukturen und Farbenreaktionen im Cytoplasma wieder herstellen.

War meine Vorstellung richtig, so schien sie geeignet, manche Widersprüche in den bisherigen Angaben über cytoplasmatische Strukturen zu heben und manche Gegensätze zu versöhnen.

Bestärkt wurde ich in meinem Gedankengang durch das bald darauf folgende, eingehende Studium der Pollenkörner von *Lilium Martagon*. Sie lagen mir vor in 5 Tausendstel Millimeter dicken Lamellen an Längsschnitten durch bestäubte Griffel, die mit Chromosmiumessigsäure fixiert und mit Safraningentianaorange gefärbt worden waren. Wie schon David M. Mottier[1]) seinerzeit festgestellt hatte, erscheint in solchen Präparaten das Cytoplasma der mondsichelförmigen Zelle, die den generativen Kern einschließt, nicht braun wie das Cytoplasma der großen vegetativen Pollenzelle, sondern violett gefärbt. Vergegenwärtigt man sich den Ursprung der generativen Zelle im Pollenkorn der Angiospermen[2]), so beruht er darauf, daß der primäre Pollenkern in eine exzentrische Lage rückt, in Teilung eintritt und daß durch eine in den Verbindungsfäden seiner Tochterkerne angelegte uhrglasförmige Scheidewand eine peripherische kleine Zelle abgegrenzt wird. An Cytoplasma erhält diese generative Zelle im wesentlichen nur Verbindungsfäden, deren stoffliche Beziehung zu der Nukleolarsubstanz ich an zahlreichen Stellen zu begründen suchte. Da kann es denn nicht auffallend sein, daß die geringe Menge Cytoplasma, welche die generative Zelle aufweist, sich auch weiterhin wie Substanz der Verbindungsfäden färbt. Das, was ich nun aber jetzt hinzufügen kann und was durch meine, in allen Einzelheiten genau das Objekt wieder gebende Fig. 28*b*, Taf. III gestützt werden soll, ist, daß das Cytoplasma in der generativen Zelle eine andere Struktur als in der vegetativen aufweist. In der spindelförmigen generativen Zelle, die auf diesem Entwicklungszustand von der vegetativen Pollenzelle bereits umschlossen ist, verlaufen durcheinander gewundene Fäden, die eine Violettfärbung ihrer Grundsubstanz zeigen. Das Cyto-

1) a. a. O., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXI, 1898, S. 146.

2) Vgl. meine Arbeit über Befruchtung und Zellteilung von 1877, S. 18 ff. und Taf. II, Fig. 48—68.

plasma der großen vegetativen Zellen ist typisch wabig, von kleinen polygonalen Kammern gebildet, deren Wände den braunen Farbstoff festgehalten haben. Um Wirkungen der Fixierung kann es sich schwerlich handeln, da doch beide Strukturen nebeneinander in demselben Pollenkorn vorliegen (Fig. 28*b*, Taf. III).

So darf auch nicht mehr wundernehmen, was mir besonders oft in dem Cytoplasma der Eier von Gymnospermen auffiel, daß sie nämlich, je nach ihrem Entwicklungszustand, das eine Mal deutlichen Wabenbau, das andere Mal fortlaufende, verschlungene Fäden, so auch Kombinationen beider Strukturen und Übergänge zwischen ihnen, aufwiesen. Auch sind mir deutliche Unterschiede der Färbung trotz übereinstimmender Anwendung des Dreifarbenverfahrens in der Erinnerung, wenn ich auch die Tatsachen im einzelnen nicht mehr anführen kann.

Da würde es sich aber im Cytoplasma um Vorgänge handeln, die bis zu einem gewissen Grade sich mit denen vergleichen ließen, die Kerne darbieten, wenn sie in karyokinetische Tätigkeit eintreten. Die Aufnahme der spezifisch tingierbaren Kernsubstanzen in das wabig-netzartige Gerüstwerk des ruhenden Kerns begleitet oder regt vielleicht die Sonderung der Chromosomen aus diesem Gerüstwerk an und ihre Ausgestaltung zu stäbchenförmigen Gebilden.

Trifft es aber wirklich zu, daß es dieselbe Cytoplasmamasse ist, die durch Aufnahme von Nukleolarsubstanz ihre Struktur vom wabenförmigen bis zum faserförmigen verändert, so fragt es sich weiter, ob die von mir vorgeschlagene[1]) und in weitem Umfang angenommene Unterscheidung von fadenförmigem Kinoplasma und wabenförmigem Trophoplasma aufrecht zu halten ist. Ich glaube, ja, weil sie eine treffende Bezeichnung bleibt für bestimmte, sich tatsächlich ausbildende Strukturen.

Wenn aber das Kinoplasma nur die durch Nukleolarsubstanz aktivierte Grundmasse des Cytoplasma darstellt, das bei solcher Stoffaufnahme eine bestimmte Struktur, Dichte und Färbungsfähigkeit annimmt, um sie bei Rückgabe des Stoffes an die Kerne wieder einzubüßen, sich von neuem mit Körnerplasma zu beladen und zum früheren Bau zurückzukehren, so wird damit manche auffällige Erscheinung in sich teilenden Pflanzenzellen verständlich. Man begreift vor allem dann leicht den großen Wechsel im Mengenver-

1) Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, S. 60.



hältnis, der sich zwischen Trophoplasma und Kinoplasma in verschiedenen Stadien des Zellebens vollzieht. An Stelle des Trophoplasma, das die ruhende Zelle erfüllte, sind es während der Scheidewandbildung ganz vornehmlich kinoplasmatische Verbindungsfäden, die ihren Körper aufbauen. Dann darf es auch nicht mehr wundernehmen, daß im cytoplasmatischen Wandbelege angiospermer Embryosäcke, zur Zeit simultaner Scheidewandbildung, plötzlich um die freien Kerne herum so große Mengen von Verbindungsfäden aufzutauchen vermögen.

Durch diese Begründung der Erscheinungen dürften sich auch manche Gegensätze in den vorhandenen Anschauungen über Protoplasmastrukturen heben lassen. Ich denke dabei im besonderen an die überaus sorgfältig durchgeführten Untersuchungen von Victor Grégoire und Jules Berghs über die „achromatische Figur" bei *Pellia epiphylla*[1]) und die „heterotypische Spindel" bei *Paris quadrifolia*[2]). Denn wenn es in den Ergebnissen der ersten Arbeit heißt, daß auf Kosten des allein vorhandenen cytoplasmatischen Netzwerkes die achromatische Spindel sich bilde, und daß sie nach vollendeter Karyokinese in diesem allgemeinen Netzwerke wieder aufgehe, in den Ergebnissen der zweiten Arbeit, daß die Spindel einfach nur das Resultat entsprechender Orientierung des cytoplasmatischen Netzwerkes sei, in das sie später zurückkehre, so bedeutet das keinen Widerspruch mehr zu der von mir hier versuchten Deutung.

Es wäre daran zu erinnern, weil vielleicht in Beziehung stehend zu den eben erörterten Erscheinungen, daß es E. van Beneden schon 1875 auffiel[3]), daß im Blastoderm des Kaninchenkeims die in Teilung befindlichen Zellen sich färbbarer als die anderen erweisen. Das erleichtere ihr Auffinden in den Präparaten. So auch bemerkte W. Flemming[4]) im Epithel einer Salamanderlarve, daß Zellen, deren Kern durch die Knäuelform ging, schon im lebenden Präparat eine stärkere lichtbrechende Beschaffenheit annahmen. Mit dem Übergang des Kerns zur „Sternform" erfolgte

---

1) Victor Grégoire et Jules Berghs, La figure achromatique dans le *Pellia epiphylla*, La Cellule, t. XXI, 1904, p. 193.

2) Jules Berghs, Le fuseau hétérotypique de *Paris quadrifolia*, La Cellule, t. XXII, 1905, p. 203.

3) La maturation de l'oeuf, la fécondation etc. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, 2. sér., t. XL, 1875, Sonderabzug S. (50), (51).

4) Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung. 1882, S. 206.

im Zelleib eine Sonderung in eine dichte Außenschicht, welche das stärkere Brechungsvermögen behielt, und eine hellere Mittelmasse. Durch intensivere Färbung der dichteren Außenschicht traten die in Teilung befindlichen Zellen zwischen den ruhenden, in fixierten und tingierten Präparaten hervor.

In letzter Zeit mehren sich wieder die Angaben, aus denen hervorgehen soll, daß dem Cytoplasma eine Beteiligung an der Vererbung zukomme. Entgegengesetzte Ansichten hält R. Fick[1]) für nicht beweiskräftig und glaubt am Schlusse seiner Erörterungen den Nachweis geliefert zu haben, daß alle Gründe, die für das Vererbungsmonopol der Kerne zu sprechen scheinen, haltlos sind.

Ich war nun für dieses Monopol im Jahre 1884 eingetreten und zwar nicht, wie R. Fick annimmt[2]), auf Grund der van Benedenschen Endeckung, daß der männliche und der weibliche Vorkern die gleiche Chromosomenzahl haben, sondern, wie schon ein flüchtiger Blick in meine damalige Veröffentlichung lehrt, auf selbstentdeckte Tatsachen gestützt, die ich im Anschluß an ältere eigene Arbeiten weiter verfolgte[3]). Das Werk von Ed. van Beneden, an das R. Fick anknüpft: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, ist zudem, wenn es auch, als IV. Band der Archives de Biologie die Jahreszahl 1883 trägt, erst 1884 erschienen[4]). Nicht der Inhalt dieses Werkes, den ich erst im Verlauf meiner Untersuchungen kennen lernte, sondern das Verhalten der Spermakerne in den Pollenschläuchen der Angiospermen bestimmte mich zu meiner die Vererbungsträger betreffenden Überzeugung.

Zuvor hatte ich schon festgestellt, daß in reifenden Pollenkörnern der Angiospermen die, heut allgemein bekannte, Zellteilung erfolgt[5]). Das Produkt dieser Teilung sind zwei sehr ungleich große Zellen. Die kleinere erhält außer dem „generativen" Kern nur eine geringe Menge Cytoplasma. „Diesem Cytoplasma", so schrieb ich

1) a. a. O., Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. XVI, 1907, Sonderabdr. S. 24.

2) a. a. O., S. 20.

3) Über Befruchtung und Zellteilung. 1877.

4) Vgl. hierzu die Anm. 4, S. 32 in meiner Ontogenie der Zelle seit 1875, im Progressus rei Botanicae, Bd. I, 1906.

5) Über Befruchtung und Zellteilung. 1877, S. 18 ff.

im Jahre 1884 weiter[1]), „könnten befruchtende Eigenschaften zukommen, falls dasselbe bis zuletzt um den generativen Zellkern erhalten und abgegrenzt bliebe. Allein wir finden, daß die Abgrenzung der Zelle um den generativen Zellkern früher oder später gänzlich schwindet. Seine Teilung führt der generative Zellkern meist schon als freier, von dem Cytoplasma der vegetativen Zelle unmittelbar umgebener Zellkern aus . . .“ „Das Cytoplasma ist an dem Befruchtungsvorgang nicht beteiligt“ [2]). Anderseits konnte ich im Verlauf der nämlichen Untersuchungen im Ei verschiedener Angiospermen alle Stadien der Vereinigung von Spermakern und Eikern auffinden[3]). In Verbindung mit dem, was mich die Pollenschläuche lehrten, führte mich das zu dem Ausspruch: „Der Befruchtungsvorgang beruht auf der Kopulation des in das Ei eingeführten Spermakerns mit dem Eikern,“ das „läßt sich für die Phanerogamen sicher beweisen“.

Das Vorwort zu meiner diesbezüglichen Veröffentlichung ist vom Oktober 1884 datiert. Dasselbe Datum trägt die Arbeit von Oscar Hertwig: Das Problem der Befruchtung und die Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung[4]). Im ersten Kapitel wird der Beweis des Satzes versucht, daß „die Kernsubstanz der Befruchtungsstoff ist, welcher die Entwicklungsprozesse erregt“ [5]). In der Ausführung heißt es, daß, nachdem ein Samenfaden in das Ei eingegedrungen sei, sein Kopf sich von der Geißel ablöst und zum Spermakern anschwillt, der auf den Eikern zuwandert und mit ihm zum Keimkern verschmilzt. Die unmittelbare Folge hiervon ist gewöhnlich der sofortige Eintritt der embryonalen Teilung. Daß von der Geißel, welche wohl schließlich mit dem Dotter verschmilzt, irgendwelche Einwirkung auf die Entwicklung der Eizelle ausgehen sollte, davon ist nichts zu sehen. Die Annahme, daß die Geißel nicht nur ein Bewegungsorgan darstelle, sondern auch als Befruchtungsstoff gelten könne, „würde vollständig aus der Luft gegriffen sein“. Noch mehr offenbare sich die befruchtende Wirkung des Kerns in den Fällen, wo die Samenfäden in die Eizellen vor Ab-

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. 1884, S. 81.

2) a. a. O., S. 77.

3) a. a. O., S. 67.

4) Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. N. F., Bd. XI; auch besonders erschienen.

5) a. a. O., S. 5 der Sonderausgabe.

schluß ihrer vollständigen Reife eindringen, wie bei den Nematoden, Hirudineen, den Mollusken und anderen. Am klarsten würde dies durch die Nematoden gezeigt, bei welchen die großen Samenkörper längere Zeit nach ihrem Eindringen unverändert in der Peripherie liegen bleiben. Erst nach Bildung der Richtungskörper setze sich der Spermakern in Bewegung, um mit dem Eikern zu verschmelzen, während der Samenkörper als solcher zugrunde gehe[1]).

Eben dieses letzte Objekt war es aber, das M. Nußbaum zu der entgegengesetzten Behauptung veranlaßte, der nämlich, daß auch dem Cytoplasma eine Beteiligung an der Übertragung erblicher Eigenschaften zukomme. Wo man, schrieb M. Nußbaum 1886 nieder[2]), wie bei *Ascaris megalocephala*, das Eindringen des Samenkörpers ins Ei und die folgenden Veränderungen mit befriedigender Sicherheit verfolgen kann, findet man Beweisstücke für den Satz, „daß Ei und Samenelement stets ganze Zellen sind und sowohl Kern als Protoplasma der beiden Zellen sich kopulieren".

In einer 1888 erschienenen Arbeit über Kern- und Zellteilung[3]) konnte ich meinen früheren Angaben hinzufügen, daß auch im Pollen von *Chlorophytum Sternbergianum* während der Teilung des generativen Kerns, die ihn bergende langgestreckte Zelle als solche nachweisbar schwindet.

Die Wirkung meiner Angaben wurde in der Folge aber dadurch abgeschwächt, daß L. Guignard, in seinen 1890 veröffentlichten Studien über die morphologischen Vorgänge der Befruchtung[4]), den Nachweis glaubte führen zu können, daß die generativen Kerne im Pollenschlauch an ihren beiden Enden vom Cytoplasma der generativen Zelle begleitet werden[5]). Zwar heißt es weiter[6]), „daß die kleine Menge Cytoplasma, die von der generativen Zelle abstammte, sich im Ei nicht nachweisen läßt und es danach sicher scheint, daß sie keine Rolle bei der Befruchtung spiele", doch hierüber konnte man auf Grund der vorausgegangenen Angabe, geteilter Ansicht sein. Denn begleitet Cytoplasma der generativen

---

1) a. a. O., S. 7.

2) Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Mitteilung. Die spontane und künstliche Teilbarkeit der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI, S. 517.

3) Histol. Beiträge, Heft I, S. 53.

4) Étude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation. Bull. de la soc. bot. de France, t. XXXVI, p. C.

5) a. a. O., p. CVI, CXXIV.

6) a. a. O., p. CXII, CXXIV, CXXV.

Zelle den Spermakern wirklich bis zum Ei, so ist die Möglichkeit seiner Beteiligung am Befruchtungsvorgang keinesfalls ausgeschlossen. L. Guignard selbst glaubte schon ein Jahr später, unter dem Eindruck der inzwischen bei Tieren entdeckten Centrosomen, solche Centrosomen auch innerhalb der beiden Cytoplasmaansammlungen zu sehen, die er an den Enden der Spermakerne zuvor beschrieben hatte. In einer Mitteilung an die Pariser Akademie der Wissenschaften[1]) und einer ausführlichen Arbeit in den Annales des sciences naturelles[2]), läßt er nunmehr den Spermakern, mit zwei „sphères directrices“ im generativen Cytoplasma an seinem vorderen Ende ausgestattet, in das Ei eintreten. „Wenn somit das generative Cytoplasma keine „rôle essentiel“ in dem Befruchtungsakt spielt, so dient es doch als Substratum für den Kern und die Direktionssphären; es reicht im Grunde genommen aus, daß das cytoplasmatische Element der männlichen Zelle durch die beiden letztgenannten Körper vertreten sei.“

Dem Einfluß der Vorstellung, es müßten, auf Grund aller sonstigen Übereinstimmungen mit tierischen Zellen, „Centrosomen“ auch überall im Pflanzenreiche aufgefunden werden, konnte ich mich eine Zeitlang auch nicht entziehen[3]), fügte mich dann aber einer besseren Erkenntnis[4]). Theoretische Erwägungen bestimmen ja heut noch manche Forscher zu der Ansicht, Centrosomen müßten auch bei höheren Gewächsen vorhanden sein und es würde früher oder später gelingen sie nachzuweisen — eine Hoffnung, deren Erfüllung ich für ausgeschlossen halte.

In einer Arbeit von Ethel Sargant über Spermakerne bei *Lilium Martagon*, die sie auf eine Veröffentlichung über Oogenese bei derselben Pflanze folgen ließ, sind auch einige Angaben über die Teilung des Pollenkerns und das weitere Verhalten des generativen Kerns im Pollenschlauch gegeben[5]). Miß Sargant bildet

1) Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales. Compt. rend. Acad. des Sc., 9 mars 1891.

2) Nouvelles études sur la fécondation. Ann. des sc. nat. Bot., 7. sér., t. XIV, 1891, p. 163, 193, 194.

3) Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung. Histol. Beiträge, Heft IV, 1892, S. 49 und karyokinetische Probleme, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVIII, 1895, S. 179.

4) Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897, S. 392.

5) The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon*, II Spermatogenesis. Ann. of Bot., Vol. XI, 1897, p. 210.

den im Knäuelstadium befindlichen generativen Kern im Pollenschlauch, noch innerhalb einer Zelle eingeschlossen, ab[1]). Sie gibt weiter an, auch die beiden Tochterkerne dieses Kerns, von ihrem Eigenplasma umgeben, innerhalb relativ noch sehr kurzer Pollenschläuche gesehen zu haben[2]); anderseits ist in einer vorausgehenden Abbildung des generativen Kerns im Spindelstadium, eine besondere Hülle um ihn nicht gezeichnet[3]). Centrosomen gelang es Miß Sargant in keinem Falle an diesen Objekten zu sehen.

So ist auch L. Guignard[4]) später nicht mehr für centrosomatische Begleiter der Spermakerne in den Pollenschläuchen anderer von ihm untersuchten Angiospermen eingetreten und auch seine Angabe über die Spermakerne umhüllendes generatives Cytoplasma ist weniger bestimmt gefaßt. In dem 1899 zur Feier des fünfzigjährigen Bestehens der Pariser Biologischen Gesellschaft veröffentlichten, die neuesten Entdeckungen über die Befruchtung bei den Angiospermen behandelnden Aufsatze[5]), heißt es auch über dasselbe *Lilium Martagon*, das zu den früheren Untersuchungen das Material vornehmlich geliefert hatte, es höre das Eigenplasma um die gestreckten, fast homogen erscheinenden Spermakerne im unteren Pollenschlauchende auf, erkennbar zu sein. Bei den Tulpen sah L. Guignard in dem schon im Embryosack befindlichen, doch noch nicht entleerten Pollenschlauchende, die beiden generativen Kerne in ein durch Hämatoxylin ziemlich deutlich gefärbtes Cytoplasma eingebettet. Dieses Cytoplasma, dessen Ursprung Guignard auf die generativen Zellen zurückführen möchte, war jedoch nicht deutlich von dem übrigen Schlauchinhalt abgegrenzt. Alfred Ernst, der ebenfalls die Embryologie der Tulpen und zwar bei *Tulipa Gesneriana* studierte, erwähnt nicht irgend eine Plasmaansammlung um die aus dem Pollenschlauch in den Embryosack auswandernden Kerne[6]). Von *Naias major* konnte L. Guignard schon 1899 nachweisen[7]),

1) a. a. O., Taf. XI, Fig. 32.

2) a. a. O., p. 213 u. Taf. XI, Fig. 34.

3) a. a. O., Taf. XI, Fig. 33.

4) Les découvertes récentes sur la fécondation chez les végétaux angiospermes, Cinquantenaire de la Société de Biologie, Volume jubilaire, p. 491.

5) L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. des sc. nat. Bot., 8. sér., t. XI, 1900, S. 375.

6) Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) bei *Tulipa Gesneriana* L., Flora, Bd. 88, 1901, S. 51.

7) Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Naias major*. Archives d'Anat. micr., t. II, 1899, p. 474.

daß sie zu den Pflanzen gehört, deren generativer Kern bereits im ungekeimten Pollenkorn eine Zweiteilung erfährt. Während L. Guignard den ersten generativen Kern von einem Zellkörper deutlich umschlossen sieht und letzteren auch abbildet[1]), hebt er weiter hervor, daß um die beiden aus ihm hervorgegangenen generativen Kerne nur mit großer Mühe eine eigene Zellhülle sich unterscheiden lasse. Er trägt sie in seine Figuren ein, doch tatsächlich nur als einen zweiten Umriß, der durch keinerlei Inhaltsmassen von der Kernwandung getrennt ist[2]). Schon die um die Kernspindel und die darauf folgenden Teilungsstadien gezeichneten Umrisse grenzen nur inhaltsleere Zwischenräume von geringster Breite ab[3]). In den Pollenschläuchen, heißt es hierauf in der Arbeit, welche die Befruchtungsvorgänge bei *Naias major* behandelt[4]), ist eine Hülle aus Eigenplasma um die generativen Kerne nicht mehr sichtbar. — Bei *Alisma Plantago*[5]) und *Sagittaria variabilis*[6]), die wie *Naias* zwei generative Kerne schon im Pollenkorn aufweisen, waren nach John H. Schaffner keine Zellkörper um diese Kerne abgegrenzt. Eine solche Abgrenzung hätte aber für Schaffner umsomehr in Betracht kommen müssen, als er die Spermakerne, von Centrosomen begleitet, in den Embryosack eintreten ließ. Diesen Schaffnerschen Angaben wären weiter die von William Dayton Merrell[7]) für *Silphium* gemachten anzuschließen. Im reifen Pollenkorn von *Silphium* ist der generative Kern auch schon geteilt. Der erste generative Kern soll von einer geringen Menge von hyalinem Cytoplasma umgeben sein, das sich von dem körnigeren Cytoplasma der vegetativen Zelle unterscheiden lasse und das Merrell dementsprechend abbildet[8]), während seine beiden Teilungsprodukte in den Merrellschen Figuren von dem gemeinsamen Cytoplasma des Pollenkorns direkt umgeben erscheinen[9]). — Entgegen diesen Angaben, die kein Eigen-

1) a. a. O., Taf. XX, Fig. 76—78.

2) Ebenda, Fig. 84.

3) Ebenda, Fig. 79—83.

4) La double fécondation dans le *Naias major*, Journ. de Bot. 1901, p. 209.

5) The embryo-sac of *Alisma Plantago*. Bot. Gazette, Vol. XXI, 1896, p. 126 u. Taf. IX, Fig. 9—13.

6) Contribution to the life history of *Sagittaria variabilis*. Bot. Gazette, Vol. XXIII, 1896, p. 254 und Taf. XX, Fig. 6—9, Taf. XXI, Fig. 22 u. 23, Taf. XXII, Fig. 24, 26, 30 und 31.

7) A contribution to the life history of *Silphium*. Bot. Gazette, Vol. XXIX, 1900, S. 113.

8) a. a. O., Taf. VII, Fig. 59.

9) a. a. O., Taf. VII, Fig 60—63.

plasma um die Spermakerne schildern, hatte St. J. Goliński[1]) solches 1893, also einige Jahre zuvor, für Gräser beschrieben. Aus den Abbildungen[2]), die seine Schilderung begleiten, würde man freilich geneigt sein, eher das Gegenteil zu entnehmen, so daß ich nur der Vollständigkeit wegen diese Arbeit hier mit anführe. — Nicht unwichtig erscheint mir hingegen die weniger beachtete Arbeit von C. Stuart Gager[3]), über die Entwicklung des Polliniums und der Sperm-Zellen bei *Asclepias Cornuti.* Aus einer seiner Figuren[4]) ist zu ersehen, daß die generative Zelle bei ihrer Abgrenzung im Pollenkorn nur Verbindungsfäden als cytoplasmatisches Material zuerteilt bekommt. Eine andere Figur[5]) zeigt, daß in der generativen Zelle, die sich schon vor der Schlauchbildung verdoppelt, das gesamte Cytoplasma in der Spindelbildung aufgebraucht wird. Nur ein inhaltsleerer Raum umschließt diese Teilungsfigur. In den Pollenschlauch treten die beiden generativen Zellen einander dicht angeschmiegt herein. Sie zeigen zunächst noch schwache Spuren der zarten Wandung, die sie umgab, doch zuletzt schwinden auch diese vollständig. — In einem Aufsatz über die Befruchtungsvorgänge bei den Ranunculaceen gibt L. Guignard an[6]): „Das Eigenplasma der männlichen Gameten, welches man mit Hilfe von Reagenzien in den Fällen nachweisen kann, wo diese Gameten voluminöser sind, wie im besonderen bei den Liliaceen, läßt sich bei den Ranunculaceen nicht erkennen[7]); es sei also nur nach Analogie, daß man sein Vorhandensein annehmen müsse." In den Pollenschläuchen der Solaneen[8]) erkennt L. Guignard im Jahre 1902, um die zwei sehr dichten Spermakerne öfters eine Aureole, die heller ist als das Cytoplasma des Schlauches und das Eigenplasma dieser Kerne vorzustellen scheint, doch beschränkt auf eine weit dünnere Schicht als bei den Monokotyledonen. Um die in den Embryosack eingetretenen Spermakerne von *Nicotiana Tabacum,*

---

1) Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Androeceums und des Gynaeceums der Gräser. Bot. Centralbl., Bd. LV, S. 11.

2) a. a. O., Taf. I, Eig. 10—13.

3) The development of the Pollinium and Spermcells in *Asclepias Cornuti,* Decaisne. Ann. of Bot., Vol. XVI, 1902, S. 138.

4) a. a. O., Taf. VII, Fig. 30.

5) a. a. O. Fig. 32.

6) La double fécondation chez les Renonculacées. Journ. de Bot., t. XV, 1901, p. 400.

7) Im Original heißt es: „ne peut guère être reconnu."

8) La double fécondation chez les Solanées. Journ. de Bot., t. XVI, 1902, p. 152.

die uns Guignard[1]) in mehreren Figuren, noch vor ihrer Vereinigung mit dem Eikern und den Polkernen vorführt, ist keine besondere Aureole mehr dargestellt. Ich hebe das jetzt schon hervor, um später darauf zurückzukommen. Ganz ähnlich wie für Ranunculaceen klingen L. Guignards[2]) Angaben auch für Cruciferen: die eiförmigen männlichen Gameten im Pollenschlauch „scheinen fast vollständig von Nukleolarsubstanz gebildet zu sein; denn kaum will es gelingen, an der Oberfläche eine schmale, sehr schwach färbbare Aureole als Eigenplasma zu unterscheiden."

So konnten John Merle Coulter und Charles Joseph[3]) Chamberlain in ihrer Morphology of Angiosperms 1903 die Ergebnisse der Forschung auf dem in betracht kommenden Gebiete dahin zusammenfassen[4]), daß „in Wirklichkeit in den meisten der untersuchten angiospermen Pflanzen der männliche Kern allein im Pollenschlauch und dem Embryosack nachgewiesen werden konnte".

Auf diese Zusammenfassung folgten zunächst die Beobachtungen von Robert B. Wylie[5]), der bei *Elodea canadensis* die generativen Zellen ihre Selbständigkeit im Pollenschlauch bis zur Mikropyle der Samenanlage bewahren sah. Das zeigte sich besonders deutlich in solchen Pollenschlauchenden, die in eine Samenanlage nicht einzudringen vermochten und cystenartig anschwollen. Bis in das Innere eines Embryosacks hinein vermochte hingegen R. B. Wylie die generativen Zellen nicht zu verfolgen. — Bald schlossen sich die Malvaceen-Untersuchungen Guignards an[6]), bei denen man um den gestreckt spindelförmigen generativen Kern, der meist eine peripherische Lage im Pollenkorn zeigt, „die Schicht von Eigenplasma, die sich oft in anderen Fällen mehr oder weniger offenbart, nicht unterscheiden kann". — Dann veröffentlichte D. N. Schoemaker die Angabe, daß bei *Hamamelis virginiana*[7]) die Wand, welche im jungen Pollenkorn die generative Zelle von der vegetativen trennt, alsbald aufgelöst wird, und die Kerne der beiden

1) a. a. O., Fig. 10—13, p. 155.

2) La double fécondation chez les Crucifères. Journ. de Bot., t. XVI, 1902, p. 364.

3) Nicht James, wie es auf dem Titelblatt des Buches heißt.

4) a. a. O., S. 136.

5) The morphologie of *Elodea canadensis*. Bot. Gazette, Vol. XXXVII, 1904, p. 15, 16.

6) La double fécondation chez les Malvacées. Journ. de Bot., t. XVIII, 1904.

7) On the development of *Hamamelis virginiana*. Bot. Gazette, Vol. XXXIX, 1905, p. 253.

Zellen dann frei in dem gemeinsamen Cytoplasma liegen. — Hierauf erschien eine morphologische Studie über *Ulmus americana* von Charles H. Shattuck[1]), aus der hervorgeht, daß nach Teilung der generativen Zelle, die auch bei dieser Pflanze vor Bildung des Pollenschlauchs erfolgt, der vegetative Kern des Pollenkorns schwindet, somit niemals selber in den Pollenschlauch gelangt[2]). In diesen werden nur die beiden linsenförmigen generativen Zellen eingeführt. „Sie verlieren[3]) beim Eintritt in den Pollenschlauch ihr Cytoplasma und sind auf ihrer Wanderung zum Embryosack einfache gestreckte Kerne.“ „Nach Eintritt in den Embryosack werden die Spermakerne rundlich und beginnen eine geringe Menge von Cytoplasma um sich zu sammeln. — Es folgten die Beobachtungen von Forrest Shreve[4]), der bei *Sarracenia purpurea* die beiden gestreckten, schlangenförmig gekrümmten generativen Kerne, und vor ihnen den runden vegetativen Kern im dichten Cytoplasma, das die ganze Pollenschlauchspitze erfüllt, eingebettet sah. — Hierauf wurde Max Körnicke[5]), im Verfolg der Centrosomenfrage bei den Angiospermen, dahin geführt, auch den generativen Elementen in den Pollenschläuchen speziell nachzuforschen. Er stellte zugleich die zugehörige Literatur zusammen, so daß ich für diese auf seine Arbeit vielfach hätte verweisen können, wäre es mir nicht darauf angekommen, einzelne ältere Angaben besonders hervorzuheben, die Bedeutung, die einzelnen Angaben beizumessen ist, gleich entsprechend zu beleuchten. Max Körnicke studierte die Pollenschlauchkerne wieder bei den Lilien, also an einem der von Anfang an hierzu verwerteten Objekte. Er findet[6]), daß die generative Zelle nach ihrem Eintritt in den Pollenschlauch zunächst an Größe zunimmt und daß ihre Umrisse dabei undeutlich werden. Die aus der Teilung des generativen Kerns hervorgegangenen beiden Tochterkerne kommen nicht mehr in abgegrenzten, eigenen Plasmamassen zu liegen. So „finden sich auch späterhin die zur Pollenschlauchspitze vorgedrungenen, schon die

---

1) A morphological study of *Ulmus americana*. Bot. Gazette, Vol. XL, 1905, p. 209.

2) a. a. O., p. 213.

3) a. a. O., p. 217.

4) The development and anatomy of *Sarracenia purpurea*. Bot. Gazette, Vol. XLII, 1906, p. 114.

5) Zentrosomen bei Angiospermen? Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch, Flora, Bd. 96, 1906, S. 501.

6) a. a. O., S. 514, und die zugehörigen Figuren Taf. V, Fig. 16—22.

gewundene Wurmform zeigenden generativen Kerne in einer gemeinsamen Plasmamasse vor, in der sich keine Differenzierung zwischen dem der ursprünglichen generativen und der vegetativen Zelle angehörenden Cytoplasma, ebenfalls keine centrosom- bezw. blepharoplastenähnliche Bildungen erkennen lassen." — Anzuführen wären noch die Principes de Botanique von R. Chodat[1]), in welchen der die Fortpflanzung behandelnde Abschnitt eine größere Zahl neuer auf die Embryosackentwicklung und Befruchtung von *Parnassia palustris* bezüglicher Figuren bringt[2]). R. Chodat äußert sich, wohl vornehmlich auf die genannte Pflanze gestützt, dahin, daß die beiden spindel- oder wurmförmigen generativen Zellen innerhalb des Pollenschlauches noch mit Membran versehen sind, bei ihrem Eintritt in den Embryosack aber nackt werden. Man unterscheide dann nur noch die Kerne, doch sei es wahrscheinlich, daß Plasma sie begleite[3]). — Es liegt auch eine soeben erschienene Arbeit von H. O. Juel[4]) vor, in welcher bei *Saxifraga granulata* unter anderem auch die Frage nach dem Verhalten der generativen Kerne im Pollenschlauche erörtert wird. In den an den Placenten umherkriechenden Pollenschläuchen konnte Juel eine eigene Plasmahülle um die generativen Kerne nicht wahrnehmen. Eine solche war ihm auch nicht bei *Pyrola minor* an den Spermakernen in Pollenschläuchen, die er auf weite Strecken innerhalb des Fruchtknotens verfolgt hatte, entgegengetreten. Auch da „lagen die Spermakerne, dem Anscheine nach, ganz nackt im Plasma des Pollenschlauches"[5]). Hingegen findet Juel, daß in den wenigen Fällen, wo er bei *Saxifraga granulata* aus der Synergide eben ausgeschlüpfte Spermakerne zu sehen bekam, diese nicht nackt waren. Es lag vielmehr jeder von ihnen in einer Hülle eingeschlossen, die nur aus einer sehr zarten Haut bestand, die sich von den Seiten der länglichen Kerne wie eine Blase abhob. Diese Hülle, meint nun Juel, könnte nichts anders sein, als der eigene Plasmakörper der Spermazelle, „wahrscheinlich liege im Pollenschlauche diese dünne Haut dem Kern überall dicht an und es könne dann nicht wundernehmen, daß dort die Spermakerne dem Anschein nach nackt

1) Erschienen Anfang 1907.

2) Fig. 660—666 und 675—680.

3) a. a. O., p. 551.

4) Studien über die Entwicklnugsgeschichte von *Saxifraga granulata*, Nova acta reg., soc. scient. Upsaliensis, Ser. IV, Vol. 1, N. 9, 1907.

5) a. a. O., S. 17.

sind"[1]). Juel vermutet, „daß bei diesen Veränderungen der Spermazellen osmotische Vorgänge im Spiele sind. Die Spermazellen dürften, wie der ganze Zellinhalt des Pollenschlauches, von osmotisch wirksamen Stoffen gesättigt sein, und wenn sie in den verdünnten Zellsaft des Embryosacks gelangen, müssen sie schnell Wasser aufnehmen. Ihre Plasmahülle wird dadurch blasenförmig aufgetrieben und muß bald platzen, aber auch der Kern vergrößert sich dabei und wird weniger dicht als vorher. In späteren Stadien ist von den Plasmahüllen nichts mehr zu finden." Bei *Pyrola minor* sah Juel oft in dem die Synergide ausfüllenden Pollenschlauchinhalt zwei rundliche Aushöhlungen, die seiner Ansicht nach „nichts anders sein können als Hohlräume, die früher von den Spermazellen eingenommen waren. Zuweilen lag in jedem eine dünne geschrumpfte Haut, offenbar", nach Juel, „ein Rest vom Plasmakörper der Spermazelle. Es werden also hier nur nackte Kerne in den Embryosack entleert"[2]). Da Juel dem Verhalten des Pollenschlauches zur Zeit der Befruchtung besondere Aufmerksamkeit widmete, so sei noch hinzugefügt, daß dieser, seiner Ansicht nach, bei *Saxifraga granulata* nicht in die Synergiden eindringt, vielmehr nur Cytoplasma und die Kerne in eine von ihnen ergießt, so wie das übrigens auch schon von anderer Seite angegeben wurde, im besonderen von L. Guignard für Solaneen[3]). Dadurch wird die betreffende Synergide stark lichtbrechend. Zusammen mit den Spermakernen soll dann „aus dem inneren Ende der Synergide ein Teil ihres homogenen Inhalts in einem dicken Strom" heraustreten „der vorgewölbten freien Oberfläche der Eizelle folgend". „Oft zerfällt diese Substanz dabei in größere oder kleinere Stücke, seltener erscheint sie in eine feinkörnige Masse aufgelöst." „Sie dürfte sich aber bald mit dem Plasma des Embryosacks mischen, denn in späteren Stadien findet man sie nicht mehr." Soeben endlich erscheint eine Arbeit von L. Pace über die Befruchtung bei *Cypripedium*[4]), die gestreckte generative Kerne in dem Pollenschlauch verschiedener Arten dieser Gattung schildert, ohne eine Umhüllung mit generativem Cytoplasma zu erwähnen. Innerhalb der ungekeimten Pollenkörner wird die gene-

1) a. a. O., S. 19.
2) a. a. O., S. 20.
3) a. a. O., Journ. de Bot., t. XVI, 1902, p. 156.
4) Fertilization in *Cypripedium*. Bot. Gazette, Vol. XLIV, 1907, S. 359.

rative Zelle hingegen geschildert und ihre besondere Tinktionsfähigkeit hervorgehoben.

Seit 1884, wo mich meine Untersuchungen zu der Erklärung bestimmten[1]), daß das Cytoplasma an der Befruchtung nicht beteiligt sei, hat die mikroskopische Technik solche Fortschritte gemacht und sind die optischen Hilfsmittel so vervollkommnet worden, daß ich zu dem jetzigen Ansturm gegen meine nun über 20 Jahre alte Auffassung, nicht Stellung nehmen wollte, ohne die Tatsachen, die mich für sie bestimmten, von neuem zu prüfen. In Wirklichkeit hätte ich mich auf die hier vorgeführte Literatur der beiden letzten Decennien schon stützen können, die bei unbefangener Prüfung den Ausschlag zu meinen Gunsten gibt; doch der eigene Wunsch drängte mich dahin, die Objekte selbst, bei moderner Vorbereitung, mit Apochromaten, nochmals zu betrachten. Eine weite Ausdehnung brauchte ich ja der Untersuchung nicht zu geben, denn die vorhandene Literatur genügte für weitere Verallgemeinerung der Ergebnisse. Ich lehnte meine Studien daher jenen dieser Arbeit an, zu denen mir die Lilien bereits das Material geliefert hatten, und hielt mich an diese Pflanzen. Sie empfahlen sich ja so wie so durch die Größe ihrer Kerne und die distinkte Färbung, die, bei Anwendung des Safranin-Gentiana-Orange-Verfahrens, sich im Cytoplasma der generativen Zelle ihrer Pollenkörner erzielen läßt. Von vorn herein war aber klar, daß, wenn diesen Objekten eine ganz unzweideutige Antwort in der streitigen Frage sich abgewinnen ließe, dem Ergebnis eine prinzipielle Bedeutung zukäme. Reicht der nackte Spermakern einer Lilie aus, um die Eigenschaften der Vaters auf die Nachkommen zu übertragen, um bei hybrider Bestäubung unter Umständen die auch für Lilien bekannten Bastarde zu erzeugen, so genügt er dazu auch in anderen Fällen und stellt als solcher den Träger der erblichen Eigenschaften dar.

Schon aus meinen einstigen in den Jahren 1877[2]) und 1884[3]) veröffentlichten Angaben und Bildern ging hervor, daß der primäre Pollenkern sich in peripherischer Lage teilt, daß der äußere seiner Tochterkerne sich der Pollenwandung anschmiegt und daß bei Bildung der Scheidewand zwischen diesen Kernen, dem generativen äußern Kern als Cytoplasma nur Verbindungsfäden zugesellt werden.

---

1) Neue Untersuchungen usw., S. 77.

2) Über Befruchtung und Zellteilung, S. 20, Taf. II, Fig. 55—57.

3) Neue Untersuchungen usw., S. 8, Taf. I, Fig. 4, 5.

Spätere Veröffentlichungen anderer Forscher bestätigten diese Ergebnisse, und lieferten eine große Zahl von Abbildungen, auf die ich hinweisen könnte. Ein Punkt, den ich seinerzeit nicht berührt hatte, blieb auch weiterhin unbeachtet, so daß ich ihn jetzt eingehender behandeln muß; er betrifft das Einwandern der generativen Zelle in die vegetative. Doch zunächst sei darauf hingewiesen, daß der nach außen rückende primäre Kern des Pollenkorns seine Spindel senkrecht zur Oberfläche des Korns stellt. In den von mir untersuchten Lilien *(Lilium Martagon, Lilium candidum, Lilium speciosum)* pflegte die generative Zelle an einem Ende der annähernd ellipsoiden Körner angelegt zu werden. Sie konnte auch eine seitliche Stellung erhalten, doch bei weitem seltener. Es fiel mir auf, daß die für diesen Teilungsvorgang fertiggestellte Kernspindel nicht an den Polen zugespitzt ist, vielmehr ziemlich breit dort endet (Fig. 23, Taf. II). An ihrem äußeren Ende befestigt sie ihre Fasern einzeln an der Hautschicht der Mutterzelle. Das entspricht Bildern, die schon von B. M. Duggar [1]) für *Symplocarpus* und *Peltandra* und von C. S. Gager [2]) für *Asclepias*, von R. B. Wylie [3]) für *Elodea*, von W. Lubimenko und A. Maige [4]) für Nymphaeaceen vorliegen, und dürfte eine ganz bestimmte Bedeutung haben. Diese Ausbildung der Kernspindel gestattet nämlich ihren Chromosomen bis an das äußerste Ende der Spindelfasern zu rücken, der Anlage des generativen Kerns somit bis dicht an die Hautschicht des Pollenkorns zu gelangen. Zwischen den beiden Schwesterkernen wird in gewohnter Weise ein tonnenförmiger Komplex von Verbindungsfäden, der Phragmoplast, ausgebildet. Er flacht sich ab und weitet sich aus zu einer bikonvexen Linse. Und dann vollzieht sich etwas Eigenartiges; der linsenförmige Phragmoplast krümmt sich so nach außen, daß er mit seinen Rändern die Hautschicht erreicht. Dabei verlassen die randständigen Verbindungsfäden die vegetative Kernanlage und spreizen an ihren inneren Enden frei in das umgebende Cytoplasma der vegetativen Zelle, auseinander (Fig, 24, Taf. II). Auch diesen Zustand hat Gager für *Asclepias* zutreffend abgebildet, ihn auch richtig beschrieben [5]). Er ist

---

1) Studies in the development of the pollen grain in *Symplocarpus foetidus* and *Peltandra undulata*. Bot. Gazette, Vol. XXX, 1900, Taf. I u. II, Fig. 11, 23, 24.

2) a. a. O., Ann. of Bot., Vol. XVI, 1902, Taf. VII, Fig. 28.

3) a. a. O., Bot. Gazette, Vol. XXXVII, 1904, Taf. III, Fig. 52.

4) Recherches cytologiques sur le developpement des cellules-mères du pollen chez les Nymphéacees. Journ. de Bot., t. XIX, 1907, Taf. 5, Fig. 79.

5) a. a. O., Taf. VII, Fig. 80, S. 136.

übrigens nicht auf das Innere von Pollenkörnern beschränkt, kann sich vielmehr aus gleicher Veranlassung auch anderswo einstellen. Das zeigt auf das deutlichste eine Figur von Bronisław Dębski, welche den ersten Teilungsschritt in einem Blattknoten von *Chara fragilis* uns vorführt[1]). Auch in diesem Fall soll eine peripherische Zelle von ihrer weit größeren Schwesterzelle durch eine uhrglasförmige Scheidewand abgegrenzt werden und das wird ebenfalls durch eine entsprechende Krümmung des Phragmoplasten und das Auseinanderspreizen der inneren Enden der Verbindungsfäden erreicht. Daß dieser Zustand sich erst nachträglich einstellt, ist B. Dębski entgangen, er schreibt daher[2]), die Zellplatte werde in der Mitte der Verbindungsfäden angelegt, welche von einem der Tochterkerne, dem Kern der peripherischen Zelle, ausstrahlen, während der andere Kern, der Kern der Knotenzelle, scheinbar nichts damit zu tun hat. Die geschilderte Krümmung des Phragmoplasten wird an unserem Objekt, und auch bei *Chara*, soweit fortgesetzt, bis die in ihm angelegte uhrglasförmige Zellplatte mit ihren Rändern annähernd rechtwinklig die Hautschicht der Mutterzelle treffen kann. Aus ihr geht eine Hautschicht hervor, in der eine Scheidewand angelegt wird, deren Substanz in dem angewandten Fixierungsmittel quillt. Daher in den Präparaten die beiden aus der Teilung des Pollenkorns hervorgegangenen Zellen voneinander getrennt erscheinen, und jede von ihrer eigenen Hautschicht sich deutlich umgeben zeigt (Fig. 25, Taf. II). In einem reif gewordenen Pollenkorn liegt aber die generative Zelle nicht mehr neben der vegetativen, ist vielmehr von ihr umgeben; man erblickt sie in der Nähe des vegetativen Zellkerns. Während sie bei ihrer Bildung die Gestalt einer bikonvexen Linse zeigte, ist sie jetzt spindelförmig geworden; auch nimmt sie nicht mehr, wie das bei ihrer Entstehung der Fall war, eines der beiden Enden des Pollenkorns ein, vielmehr annähernd seine Mitte und ist seiner Längsrichtung entsprechend gestreckt (Fig. 26, 27, Taf. II, Fig. 28, Taf. III). Bisher begnügte man sich mit der Angabe, daß bei *Lilium* und in den vielen anderen entsprechenden Fällen, die generative Zelle sich von der Wand des Pollenkorns trennt, um in sein Inneres zu gelangen, und wurde sich nicht bewußt, daß dieser Vorgang eine besondere Aufklärung verlangt. Denn die generative und die vegetative Zelle sind durch

1) Weitere Beobachtungen an *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, Taf. XI, Fig. 10.

2) a. a. O., S. 644.

ihre Hautschichten und die quellbare Wandung voneinander getrennt. Letztere wird resorbiert, doch das ändert nichts daran, daß die beiden Hautschichten fortbestehen. Sie werden auch weiterhin nicht beseitigt, vielmehr zeigt sich die generative Zelle auch im Innern des Pollenkorns von ihrer Hautschicht allseitig umschlossen. Ebensowenig verrät die Hautschicht der vegetativen Zelle irgendwo Spuren einer Durchbrechung. Diese braucht auch nicht zu erfolgen, da die generative Zelle die vegetative Zelle einstülpt, um eine mittlere Lage im Pollenkorn zu erlangen. Sie beginnt sich zu strecken, geht dabei aus der linsenförmigen Gestalt allmählich in die spindelförmige über und drängt sich entsprechend vor. In dem Maße als sie sich streckt, wird ihre Ansatzstelle an der Pollenwandung schmäler. Dementsprechend nähern sich dort einander die Hautschichtränder der eingestülpten Zelle. Bald kommt der Augenblick, wo die generative Zelle nur noch mit einem schmalen Ende die Pollenwandung berührt, schließlich verläßt sie diese vollständig, während gleichzeitig der vorgedrängte Teil der Hautschicht der vegetativen Zelle sich von ihrem in der Peripherie verbleibende Teile abschnürt (Eig. 26, 27, Taf. II). In einzelnen Fällen kommt es auch vor, daß ein zur generativen Zelle gehörendes Hautschichtstück in der Peripherie verbleibt und die gemeinsame Hautschicht dort ergänzt. Dann schnürt sich der Protoplast der generativen Zelle über dieser Stelle ab. Während ihrer Streckung erinnert die generative Zelle an ihrem vordringenden Ende nicht selten an eine Pilzhyphe. Sie macht zu dieser Zeit bedeutende Gestaltsänderungen durch. Ist sie zu lang geworden, so krümmt sie sich an ihren Enden (Fig. 26, 27). Nahm sie bei ihrer Entstehung eine seitliche Lage im Pollenkorn ein, so hat sie besonders starke Umgestaltung zu erfahren, um die entsprechende Form und die erwünschte Lage zu erlangen. Schließlich weist sie die ihr im fertigen Pollenkorn zukommende Spindelform (Fig. 28, Taf. III) auf.

Auf Grund meiner Erfahrungen aus früherer Zeit und einer entsprechenden Sichtung der späteren Literaturangaben, muß ich annehmen, daß in allen Pollenkörnern der Angiospermen, die Teilung des primären Pollenkorns von einer Zellteilung begleitet ist und daß der generative Kern in einen eigenen, peripherisch gelegenen Zellkörper eingeschlossen wird[1]). Bis auf weiteres bin ich

1) Also entsprechend der in meinen 1877 (S 21) und 1884 (S. 5, 8 ff.) veröffentlichten, angeführten Schriften schon vertretenen Ansicht.

der Ansicht, daß überall da, wo der generative Kern dieser Pflanzen ungeteilt in den Pollenschlauch eingeführt werden soll, zu erwarten steht, daß die generative Zelle durch ein dem geschilderten ähnliches Verfahren in die vegetative Zelle gelangt. Denkbar wäre es anderseits, daß in solchen Fällen, wo der generative Kern schon innerhalb des Pollenkorns sich teilt, diese Teilung in peripherischer Lage stattfände und eine Verschmelzung der beiden Protoplasten durch Auflösung der trennenden Hautschichten hierauf sich vollzöge. Ein solcher Vorgang könnte an sich einfacher erscheinen, doch müßte er erst nachgewiesen werden, zunächst halte ich ihn auf Grund meiner Erfahrungen nicht eben für wahrscheinlich. Sicher ist, daß beispielsweise bei *Asclepias*, einem Objekt, das ich besonders hervorhebe, weil es durch die guten Zeichnungen von C. Stuart Gager[1]) belegt wird, die generative Zelle in die vegetative eindringt, ungeachtet ihr Kern sich gleich darauf teilen soll. In der Beschreibung[2]) des Vorgangs durch Gager heißt es, daß die kleine Zelle des geteilten Pollenkorns, von der großen schließlich umgeben werde, und zwar in irgend einer nicht erklärten Weise. Es scheine, meint Gager, als wenn die größere Zelle die kleinere umwüchse, doch hätte sich kein bindender Beweis, daß dem so sei, erbringen lassen. Tatsächlich traf diese Annahme nicht zu, wenn auch Gager das Verdienst gebührt, sich die Frage als solche gestellt zu haben.

An Griffeln von *Lilium Martagon*, deren Narben mit Pollen fremder Blüten bestäubt wurden und die dann alle zwei Stunden in Chromosmiumessigsäure gelangten, suchte ich die Vorgänge, die sich innerhalb der Pollenschläuche abspielen, im einzelnen zu verfolgen. Die Griffel wurden zu diesem Zwecke in Längsschnittserien von 5 Tausendstel Millimeter zerlegt und mit Safranin-Gentiana-Orange gefärbt. Das Material stammte vornehmlich von Mitte Juli dieses Jahres; im Verhältnis zur Jahreszeit herrschte ziemlich kühles Wetter. Dessenungeachtet stellte sich heraus, daß die Keimung der Pollenkörner im Durchschnitt schon nach zwei Stunden begonnen hatte und daß in den darauf folgenden vier Stunden, alle die Stadien, auf die es mir ankam, durchlaufen wurden. In den Pollenschlauch wanderte zuerst der vegetative Kern ein und hierauf erst folgte ihm die spindelförmige, generative Zelle. Sie teilte sich noch, während der Pollenschlauch zwischen den Papillen der Narbe

1) a. a. O. Ann. of Bot., Vol. XVI, 1902, Taf. VII, Fig. 31 u. 32.

2) a. a. O., p. 137.

einherkroch. Die in den Griffelkanal gelangten Pollenschläuche führten bereits, abgesehen von dem vegetativen Kern, zwei voneinander getrennte generative Kerne. — Ich gehe nun zu den für uns in Betracht kommenden Einzelheiten über. Noch innerhalb des Pollenkorns pflegt der generative Kern in die Prophasen seiner Teilung einzutreten. In seltenen Fällen kann es passieren, daß er es in einem Pollenkorn, dessen Keimung aus irgend welchen Gründen versagte, bis zum Spindelstadium bringt (Fig. 29, Taf. III). Seine völlige Teilung im Pollenkorn ist mir nicht begegnet, erscheint mir aber nicht völlig ausgeschlossen. Der in normaler Weise in den Pollenschlauch gelangte generative Kern ist noch in seiner Zelle eingeschlossen (Fig. 30 *a*, Taf. III). Es gelingt, das Cytoplasma dieser Zelle, bei richtiger Tinktion, in violetter Farbe, gegen das Cytoplasma des Pollenschlauches, vortreten zu lassen. Die beiden Enden der generativen Zelle pflegen sich alsbald etwas abzustumpfen (Fig. 30 b, 31). Der generative Kern macht nun rasch die Stadien durch, die zur Spindelbildung führen. Die Kernplatte muß sich in die engen Raumverhältnisse des Pollenschlauchs fügen. Sie streckt ihre Elemente gerade in Richtung der Pole, so daß deren äquatoriale Enden vorwiegend nur kurze hakenförmige Umbiegungen zeigen (Fig. 32). Die polwärts gerichteten Teile der Chromosomen verdecken die Spindelfasern, die nur mit Mühe zwischen ihnen zu unterscheiden sind. Der Körper der generativen Zelle ist an beiden Enden der Kernteilungsfigur meist noch zu erkennen, doch ist er dort inhaltsarm geworden und seine Abgrenzung gegen das Cytoplasma des Pollenschlauches zeichnet sich nur noch schwach (Fig. 31). Vielfach ist die generative Zelle auf diesem Entwicklungszustand überhaupt nicht mehr mit Sicherheit zu unterscheiden, was wohl veranlaßte, daß sie in der entsprechenden Abbildung der Miß Sargant[1]) fehlt und auch in der Figur von Körnicke[2]) nicht bestimmt vortritt. Sie kann aber in einzelnen Fällen etwas länger andauern, selten freilich nur bis über die Metaphasen ihres Kerns hinaus. Möglicherweise verharrt sie etwas länger in künstlichen Kulturen, die ich nicht studiert habe. Daraus könnte sich vielleicht erklären, daß die Figuren, die L. Guignard[3]) von den Vorgängen, die sich in

---

1) a. a. O., Spermatogenesis, Fig. 33.

2) Flora, Bd. 96, 1906, Taf. V, Fig. 17.

3) Etudes sur les phénomènes morphologiques de la fécondation, a. a. O., 1890, Taf. II, Fig. 1—7 und Nouvelles études sur la fécondation 1891, a. a. O., Taf. XI, Fig. 28—36.

den Pollenschläuchen von *Lilium Martagon* abspielen, veröffentlicht hat, so bedeutend von denen der Miß Sargant, von Körnicke und von den meinigen abweichen. Aus dem Text bei L. Guignard [1]) geht nicht hervor, was für ein Material er für seine Bilder benutzte, auch schreibt er ununterschiedlich von künstlichen Kulturen und von der Entwicklung auf der Narbe. Bei künstlichen Kulturen, würden aber, falls seine Bilder sich auf solche beziehen, die Pollenschläuche breiter sein [2]), der generativen Zelle mehr Raum gewähren und ihr dadurch gestatten, daß sie in ihren Teilungsvorgängen sich den Gewebezellen näher anschließe. Unter solchen Umständen mag auch der generative Cytoplast etwas länger erhalten bleiben. Im natürlichen Verlauf der Entwicklung sind mir keine anders aussehenden Kernspindeln, als die in Fig. 32 und 33 abgebildeten, begegnet. In der Kernspindel Fig. 33 war die Längsspaltung der Chromosomen bereits vollständig durchgeführt. Dann folgte die Trennung der Tochterchromosomen und ihr Auseinanderweichen nach entgegengesetzten Polen. Trotzdem die Zugfasern in der Äquatorialebene an den Tochterchromosomen befestigt sind, werden die polwärts gerichteten Enden der an der nämlichen Seite, an der sich ihr Mutterchromosom befand, verbleibenden Tochterchromosomen nicht oder nur vereinzelt über die Polstelle hinausbefördert. Es stellt sich somit hier nicht jene Erscheinung ein, wie sie besonders in den protoplasmatischen Wandbelegen monokotyler Embryosäcke zu beobachten ist, wo die Chromosomen der freien Endospermkerne, ebenfalls nach den Polen zu gerichtet sind. Meine Figuren in den „Controversen der indirekten Kernteilung" illustrieren zahlreiche solche Fälle [3]). Diese Erscheinung stellt sich somit in den Pollenschläuchen von *Lilium Martagon* nicht ein; es legen sich vielmehr die über die Pole hinaus geratenden Enden der Tochterchromosomen in Windungen und bilden so an den beiden Enden des Teilungsbildes einen Knäuel, so wie es unsere Fig. 34, Taf. III darstellt. Die gewundenen Enden der Figur werden zunächst noch durch langgestreckte Chromosomenteile verbunden, die im Äquator aufeinander

---

1) Erstgenannte Abhandlung S. CVI, letztgenannte S. 177.

2) Seine bei 1000facher Vergrößerung gezeichneten Figuren 3—5, Taf. II der ersten Abhandlung, auf die es besonders ankäme (in der zweiten Abhandlung ist für die nämlichen Figuren 33 u. 34, Taf. XI, sogar nur eine Vergrößerung von 750 angegeben) zeigen den Pollenschlauch zum Teil breiter als ich ihn bei 1600facher Vergrößerung fand.

3) Archiv f. mikr. Anat., Bd. XXIII, 1884, Taf. XIII u. XIV.

stoßen. Sehr bald folgt darauf die Ausbildung des Phragmoplasten, den unsere Fig. 34 bereits zeigt, und der in ihr, durch die noch zusammenhängenden Chromosomen, in seitliche Lage gedrängt ist. Dieser Phragmoplast wird von äußerst zarten Verbindungsfäden aufgebaut, die im Äquator eine ebenfalls nur sehr schwach entwickelte Zellplatte aufweisen. Ob selbst zu einem solchen Phragmoplasten das Material in allen Fällen reicht, muß dahingestellt bleiben. Man begegnet ihm so selten, auch in Fällen wo man ihn erwarten könnte, daß man fast daran zweifeln müßte. So beispielsweise bei Betrachtung des in Fig. 35, Taf. III dargestellten Falles. Nur die einander zugekehrten Enden der beiden Tochterkerne sind in das Bild eingetragen. Die Teilung muß ganz kürzlich vollendet worden sein; die Enden eines letzten Schwesterchromosomenpaares haben sich kaum erst voneinander entfernt, und doch ist von einem Phragmoplasten keine Spur zu sehen. Unter allen Umständen dürften die Phragmoplasten, auch wo sie ausgebildet werden, sehr rasch wieder schwinden und zwar ohne daß ein sicher nachweisbarer Rest von ihnen zurückbliebe. Es muß dann weiter die im Pollenschlauch herrschende Cytoplasmaströmung sein, durch welche die Kernanlagen voneinander entfernt werden. Das Bild Fig. 36 *a* und *b* wurde einem sechsstündigen Keimungsstadium entnommen. Ich habe bei schwächerer Vergrößerung, in *a*, das ganze im Griffelkanal befindliche Pollenschlauchende dargestellt, das unten auch den vegetativen Kern zeigt. Das stärker vergrößerte Stück, in *b*, führt uns die beiden Tochterkerne und den sie trennenden Raum vor, der kein anderes Cytoplasma, wie der übrige Pollenschlauch aufweist. Von irgend welchen Abgrenzungen besonderer Plasmamassen um die generativen Kerne ist keine Spur mehr vorhanden, man mag die Färbungen noch so variieren und sorgfältig ausführen. Auffällig ist zugleich die sehr schwache Ausbildung der Wandung um die Kerne (Fig. 36 *b*, 37). Zugleich macht sich an den generativen Kernen vielfach die Tendenz geltend, in dem groben Knäuelstadium zu verharren, ohne den vollen Ruhezustand zu erreichen. Daher man solche Kerne auch in den unteren Teilen des Griffels sieht, acht und zehn Stunden nach der Bestäubung. Dann ragen wie die Fig. 38, Taf. III zeigt, die Chromosomen an ihren Enden, direkt in das Cytoplasma des Pollenschlauchs hinein, ohne durch eine Kernwandung von ihm abgetrennt zu sein. Da die Pollenschläuche bei fortschreitender Längenzunahme noch schmäler werden, so strecken sich die Chromosomen solcher Kerne fast

völlig gerade und bilden Bündel dicht zusammengedrängter Stäbchen (Fig. 38). In einigen Fällen sah ich diese Chromosomen auch in die Stadien einer neuen Längsspaltung eintreten, die unter Umständen recht lehrreich waren. Denn es zeichneten sich in ihnen, bei besonders günstiger Tinktion, so in dem Falle, den ich durch Fig. 39 wiedergebe, die aufeinander folgenden Iden des Chromosoms mit fast schematischer Schärfe und zeigten ihre Teilung in zwei Reihen in dem abgeflachten Bande. Eine Teilung durchzuführen, gelingt es einem solchen Kerne hier nicht; augenscheinlich fehlen hierzu die Bedingungen im Cytoplasma des Pollenschlauches. Doch ich will hierauf später zurückkommen. An dieser Stelle sei hingegen nur noch hinzugefügt, daß in Pollenschläuchen, die gegen andere zurückgeblieben sind, man im Absterben begriffene generative Kerne öfters zu sehen bekommt. Ihre Chromosomen verschmelzen, so wie es in Fig. 40 zu sehen ist, und schließlich verwandeln sie sich in eine einzige gestreckte, dichte Masse, die sich stark tingiert.

Nach alledem steht fest, daß um die Spermakerne in den Pollenschlauchenden von *Lilium* kein Eigenplasma abgegrenzt ist. Käme es auf ein solches an, so wäre um so mehr Grund vorhanden, es durch eine Hautschicht festzuhalten, als das Cytoplasma des Pollenschlauches in starker Strömung begriffen ist. Von irgend wie anhaftenden Centrosomen werden die Spermakerne im Pollenschlauch von *Lilium* sicherlich auch nicht begleitet, so daß man nur etwa noch ihre Wandung als ein cytoplasmatisches Gebilde in Anspruch nehmen könnte, das sie nach ihrem Bestimmungsort mitführen. Schwerlich ließe sich aber eine solche Annahme für ein Gebilde begründen, das um jeden sich teilenden Mutterkern schwindet, neu um die Tochterkerne entsteht, und das im besondern noch bei den Lilien, auf die wir uns stützen, so lange um die Spermakerne fehlen kann und so schwach an ihnen entwickelt ist.

Da die Spermakerne von *Lilium* nicht von generativem Eigenplasma begleitet in den Befruchtungsvorgang eintreten, so stände für diesen nur der gemeinsame cytoplasmatische Inhalt des Pollenschlauches zur Verfügung, falls doch noch Cytoplasma zur Übertragung erblicher Eigenschaften des Vaters auf die Nachkommen notwendig sein sollte. Tatsächlich ergießt sich ja cytoplasmatischer Pollenschlauchinhalt in die Synergiden des Eiaparates, beziehungsweise in eine dieser Synergiden, um die Spermakerne dort einzuführen. Ein ähnlicher Erguß von stark lichtbrechender Substanz auch in das Ei, ist in keinem Falle bisher beobachtet worden. In dieses

schlüpft viel mehr nur ein nackter Spermakern ein, um sich mit dem Eikern zu vereinigen, und so auch wird der andere Spermakern (Fig. 41, Taf. III) nicht von irgendwie nachweisbarem Eigenplasma zu den Polkernen begleitet. Im besondern hat neuerdings, wie ich zuvor schon zitierte, H. O. Juel angegeben, daß bei *Saxifraga granulata*, ein Teil des Cytoplasma, welches eine der beiden Synergiden aus dem Pollenschlauch empfängt, später als homogener dicker Strom aus ihr heraustritt, um der Oberfläche des Eies zu folgen, dort in kleinere Partien zu zerfallen, auch wohl in eine feinkörnige Masse sich aufzulösen [1]). Vergegenwärtige man sich zudem, was das für ein Cytoplasma ist, dem hier die Übertragung erblicher Eigenschaften zufallen würde, so dürfte man seine Qualifikation hierzu sehr unzureichend finden. Denn nicht nur das Pollenkorn gibt die Individualität seiner Protoplasmen, die doch unschwer sich würde festhalten lassen, spätestens im Pollenschlauche auf, sondern es zeigt auch schon die Teilung der Pollenmutterzellen frühzeitig an, daß es auf eine fürsorgliche Scheidung des Cytoplasma hier nicht ankommen kann. Der erste Teilungsschritt wird bekanntlich in dem Cytoplasma der Pollenmutterzellen der meisten Dikotylen nicht durchgeführt und erst nach vollendeter Vierteilung der Kerne, die gleichzeitige Zerklüftung des Cytoplasma zwischen ihnen vollzogen. Also selbst bei der Reduktionsteilung des Kerns, dem wichtigsten Augenblick der Scheidung erblicher Qualitäten, kommen durchgreifende Trennungen für das Cytoplasma nicht in Betracht. Mit Recht könnte man da fragen: wozu alle die komplizierten Vorgänge bei jeder Kernteilung, die augenscheinlich dahin zielen, völlig gleiche Teilungsprodukte der Chromosomen herzustellen, wozu die besonderen Einrichtungen der Reduktionsteilung, durch welche eine Sonderung ganzer Chromosomen erreicht wird, wenn das Cytoplasma entsprechenden Anforderungen in so einfacher Weise genügen könnte. Daß die Vorgänge in den Kernen sich, so und nicht anders, nur deshalb abspielen sollten, weil das eben in der Natur der Kerne liegt, sich in dieser Weise zu teilen [2]), wäre ein billiger Gedanke, über den sich wohl die wenigsten unter denen, die auf

---

1) a. a. O., Nova acta reg. soc. scient. Upsaliensis, Ser. IV, Vol. 1, N. 9, 1907, p. 19.

2) Daß sie das auch anders machen können, zeigen sie übrigens bei den Amitosen. Besonders instruktiv sind in dieser Beziehung die Characeen, wo die Amitosen in der Internodialzelle normal einsetzen, augenscheinlich mit dem Augenblick, wo es auf die genaue Halbierung der Kernsubstanz nicht mehr ankommt. Vgl. hierzu meinen Aufsatz: Einiges über Characeen und Amitose, in der Festschrift für Wiesner, 1908, S. 24.



diesem Gebiet gearbeitet haben, beruhigen dürften. Die sorgsamen Teilungen der Chromosomen für an sich nutzlos zu halten, werden sie sich auf Grund sonstiger Erfahrungen auf naturwissenschaftlichem Gebiet auch schwerlich entschließen. Sollten alle diese Vorgänge somit nicht im Dienste einer gleichmäßigen Verteilung der Erbeinheiten auf die Teilungsprodukte stehen, so müßten sie eine andere Aufgabe haben, nach der ab ovo erst wieder zu forschen wäre.

Das scheint mir nun glücklicherweise nicht in Aussicht zu stehen, die hier mitgeteilten Tatsachen vielmehr den erneuten Beweis zu liefern, daß die Vorstellung, die ich mir seit 1884 von den Trägern der Vererbung und von der Rolle des Cytoplasma gebildet habe, die richtige war.

Die Sichtung der Erscheinungen, welche bei Angiospermen die Befruchtung vorbereiten, erlaubt, meiner Ansicht nach, nur den einen Schluß, daß die Kerne die Träger der erblichen Eigenschaften sind.

Nun gibt es gerade bei Angiospermen die interessanten Fälle, wo Hybriden völlig dem Vater gleichen können. A. Millardet hatte sie seinerzeit bei Erdbeeren beschrieben [1]). Die Angabe wurde von mancher Seite angezweifelt. Sie fand neuerdings durch H. zu Solms-Laubach weitere Begründung und ihre Bestätigung [2]). Daß die Eigenschaften des Vaters auf den Keim bei den Erdbeeren anders übertragen werden sollten, als bei den Lilien, wird wohl schwerlich jemand annehmen wollen. Der väterliche Kern hätte somit in diesem Falle, der dem Vater „absolut" gleichenden Bastarde, nicht nur genügt, um die sämtlichen Eigenschaften des Vaters auf die Nachkommen zu übertragen, sondern sogar um diesen Eigenschaften, trotz mütterlichen Cytoplasmas, die Prävalenz zu verschaffen [3]).

---

1) Note sur l'hybridation sans croisement, ou fausse hybridation. Mém. de la soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux, 4 sér. t. IV, 1894.

2) Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Ztg., 1907, I. Abt., S. 53. *Fragaria virginiana* mit *Fragaria elatior* bestäubt, ergab Fruchtansatz und Keimpflanzen, die „samt und sonders so absolut dem Vater glichen, daß kaum ein Unterschied von demselben zu entdecken war". Wie es sich mit den der Mutter vollkommen gleichenden Bastarden von Rubus verhält, die Bengt Lidforss (Studier öfver artbildningen inom släktet Rubus. Arkiv för Bot., 1905, Vol. IV, N. 6) erhielt, ob sie wirklich solche sind, bleibt noch zu entscheiden.

3) Die von A. Giard (Les faux hybrides de Millardet et leur interprétation, Comptes rend. hebd. des séances de la soc. de Biol. de Paris, Vol. LV, 1903, p. 779, ff.)

Es versteht sich wohl von selbst, nach dem jetzigen Stande unseres Wissens, daß Kern und Cytoplasma zusammengehören, daß sie nur vereint ihren Aufgaben obliegen können und daß die Erbtätigkeit eines Kerns nur im Innern eines entsprechenden Cytoplasmas sich vorstellen läßt[1]). Dieses Cytoplasma muß bei verschiedenen Organismen verschieden sein und enge Grenzen sind für die Betätigung eines bestimmten Kerns in einer gegebenen Cytoplasmamasse gezogen. Das einem Organ zukommende Cytoplasma wird ihm von Generation zu Generation übermittelt, und das ließe sich auch als Vererbung bezeichnen. Der Unterschied gegen die Vererbung durch Kerne besteht aber darin, daß es beim Cytoplasma nur um die Übertragung eines zwar besonderen, aber an sich gleichmäßigen Substrats sich handelt, das nicht wie die Kerne aus Erbeinheiten zusammengesetzt ist. Es braucht demgemäß bei der Teilung dieses Substrats nicht jene Sorgfalt zu herrschen, welche die Halbierung aller Erbeinheiten in den Kernen sichert. Die Übertragung dieses Substrats ist eine vegetative, ungeschlechtliche, monogene, im Gegensatz zu der Übertragung der Kerne, die eine generative, geschlechtliche, digene ist. Das cytoplasmatische Substrat wird von der Mutter allein geliefert, oder kann zum mindesten von ihr allein, auch bei der geschlechtlichen Fortpflanzung geliefert werden, so wie es ungeschlechtlich geschieht. Also der Unterschied, der zwischen den geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vorgängen besteht, trifft nur für das Verhalten des Kerns zu, nicht des Cytoplasma. Nur die Kerne übertragen in das Cytoplasma der Mutter auch die Eigenschaften des Vaters, sie nur sind die Träger und Vermittler aller jener Vorteile, welche den Organismen aus der Befruchtung erwachsen und die es veranlaßt haben, daß diese sich auf einer bestimmten Höhe der phylogenetischen Entwicklung im Reich lebender Wesen immer wieder einstellte. Mir drängt sich der Gedanke auf, daß einer der Vorteile, welche die geschlechtliche Fortpflanzung bringt, auch in einer fortgesetzten Berichtigung des cyto-

erörterte Möglichkeit, daß diese dem Vater gleichenden hybrides sans croisement dadurch entstünden, daß der Eikern degeneriere, es sich somit um ein Entwicklungsprodukt von Spermakern und Eicytoplasma handle, halte ich auf Grund aller meiner Erfahrungen bei höheren Pflanzen für ausgeschlossen.

1) Eine recht zutreffende übersichtliche Darstellung der allgemeinen Funktionen des Zellkerns bezw. des Wechselverhältnisses zwischen Kern und Plasma hat M. Heidenhain in „Plasma und Zelle" Erste Abteilung, Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, gegeben. 1907, S. 58 ff.

plasmatischen Substrats der Entwicklung liegt. Der Spermakern, der in das Ei gelangt, vereinigt sich nicht nur mit dessen Kern, er wirkt auch auf das Cytoplasma ein, das das Ei von seinem Erzeuger erhielt und korrigiert so für seinen Teil an der Veränderung, welche dieses im Laufe der ontogenetischen Entwicklung erfuhr. Seinerseits wird der eingeführte Spermakern von den Abweichungen im Substrat, in das er gelangte, nicht unbeeinflußt bleiben. Die Einwirkung des Cytoplasma auf seinen Kern mag aber eine solche sein, daß wir sie als vegetative oder reizphysiologische bezeichnen möchten, für spezifische oder morphologische Vorgänge bleibt bestimmend der Kern. Denn sonst wäre eine solche Erscheinung nicht möglich, wie sie bei den Hybriden sich einstellt, in welchen der väterliche Kern entscheidend für die spezifische Entwicklung wird.

Alle Vorgänge, die eine Mischung spezifischer Merkmale bedingen, sind an die Kerne gebunden. Alle Spaltungen von Merkmalen können nur in ihnen sich vollziehen und weisen auf die Reduktionsteilung als den Mechanismus dieser Erscheinung hin.

Anderseits vollziehen sich auch im Entwicklungsgang der Organismen Vorgänge, die man allen Grund hat, unter die Herrschaft des Cytoplasma zu stellen. Sie sind es, die vornehmlich zu dem Widerspruch anregten, der gegen das Erbmonopol des Kerns erhoben worden ist.

In meiner historischen Darstellung der Ontogenie der Zelle seit 1875, die ich für den Progressus rei botanicae[1]) niederschrieb, nahm ich bereits Stellung zu älteren Ansichten und Angaben, aus denen die Beteiligung des Cytoplasma bei der Übertragung erblicher Eigenschaften hervorgehen sollte[2]). Ich kam auf dasselbe Problem zurück in meiner Arbeit über die Individualität der Chromosomen und der Pfropfhybriden-Frage[3]) und darf hier wohl auf diese beiden Darlegungen meines Standpunktes verweisen. Im besonderen kam es hierbei auf die Stellungnahme zu einer recenten Veröffentlichung von E. Godlewski jun.[4]) an, die in der Tat für die Beteiligung des Cytoplasma am Vererbungsprozeß schwer ins Gewicht zu fallen schien. Denn E. Godlewski hat kernlose Ei-

1) Bd. I, 1906, S. 1.

2) a. a. O., S. 123.

3) Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 504 ff.

4) Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoiden-Familie. Arch. f. Entwickl.-Mech., Bd. XX, 1906, S. 639.

bruchstücke eines Seeigels mit Crinoidensperma befruchtet und aus ihnen Larven von rein mütterlichem Gepräge erhalten. Ich machte nun für die Erklärung dieses Verhaltens im Sinne meiner Auffassung, geltend, die vom Kern angeregten Entwicklungsvorgänge seien nur vom Cytoplasma beeinflußt, in dem sie sich vollziehen; es läge eine Wirkung des Mediums vor, in welchem die Chromosomen ihre Tätigkeit entfalten. Ich fügte hinzu, daß bestimmte Sonderungen zu Beginn der Keimentwicklung auch durch mechanische Ursachen mitbedingt sein könnten, also eine spezifische Äußerung der im Kern vertretenen Erbfähigkeiten nicht verlangen. Dahin könnten die übereinstimmenden Teilungen gehören, welche kugelige Eier sehr verschiedener Organismen erfahren[1]). Kugelige pflanzliche Eier, ob nun den Thallophyten oder Gefäßkryptogamen zugehörend, pflegen zu Beginn ihrer Entwicklung sich zunächst zu halbieren, dann in vier, acht, sechzehn gleiche Teile zu zerlegen, und oft noch weit darüber hinaus, volle Übereinstimmung in der Anordnung ihrer Zellen zu zeigen. Dieselbe Teilungsfolge kehrt in der sich kugelig abrundenden Endzelle des Suspensors vieler Angiospermen wieder, während im Ei der Gymnospermen sich meist schon vom ersten Teilungsschritt an spezifische Verschiedenheiten des Verhaltens geltend machen. Für die Zellanordnungen in den Vegetationspunkten der Pflanzen gelangen mechanische Ursachen um so mehr zur Geltung, je mehr die spezifische Tätigkeit einer Scheitelzelle zurücktritt und der Vegetationspunkt vielzelliger wird. Besonders kommt sie bei den Angiospermen zum Ausdruck, die sehr zellenreiche Vegetationspunkte ohne Scheitelzelle führen. Nach dem Bau ihrer Vegetationspunkte wäre es vielfach schwer, selbst systematisch entlegene Angiospermen voneinander zu unterscheiden. Die spezifische Einwirkung der Kerne auf den Entwicklungsgang macht sich erst in einer bestimmten, oft nicht unbedeutenden, Entfernung vom Vegetationspunkt geltend, dort, wo die Eigenmerkmale der Art sich zu markieren beginnen. Möglicherweise gehört in dieselbe Kategorie von Erscheinungen, jenes bei Bastardierungen nicht selten zu beobachtende Verhalten, daß ein hybrider Keim zunächst in Entwicklung tritt, nicht aber über die ersten Stadien seines Aufbaues hinauskommt. Er entwickelt sich eben, so kann man sich vorstellen, nur so lange, als der Vorgang unter der Herrschaft des Cytoplasma steht, er degeneriert, wenn die spezifischen Tätig-

1) a. a. O. Progressus, S. 124.

keiten der beiden in dem Keim vereinigten Kerne beginnen, ihr Zusammenwirken aber nicht möglich ist.

Um im besonderen den Ausfall der Godlewskischen Versuche im Sinne des Vererbungsmonopols der Kerne zu erklären, sucht seinerseits Th. Boveri[1]) den Nachweis zu führen, daß für die Entwicklung des Seeigel-Keimes in seiner ersten Periode „die Konstitution des Eiplasmas maßgebend ist, während von den Chromosomen nur gewisse generelle Qualitäten wirksam sind", und daß hierauf erst die zweite Periode folgt, „in welcher die Chromosomen durch ihre spezifischen Eigenschaften zur Geltung kommen und in der der Keim, wenn diese Wirkung ausbleibt, oder eine unrichtige ist, zugrunde geht." Mit dem Gastrulastadium, in welchem die Godlewskischen Larven spätestens abstarben, meint Boveri, sei eben die äußerste Grenze erreicht gewesen, „bis zu der Eiplasma eines Echiniden mit Chromosomen eines Crinoiden sich entwickeln kann". Für die Einzelheiten der Beweisführung muß ich auf Boveri verweisen[2]). Da mir eigene Erfahrung auf dem Gebiete tierischer Keimentwicklung abgeht, so muß ich mich auf die Erklärung beschränken, daß mir seine Schlußfolgerungen begründet erscheinen. Meine Eigenvorstellung über die Träger der erblichen Eigenschaften war einst das Ergebnis meiner Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge bei den Angiospermen, und ich glaube, daß die Wiederholung dieser Untersuchungen mit vervollkommneteren Hilfsmitteln, wie ich sie in dieser Arbeit bringe, auch weiterhin im Problem der Vererbungsfrage für das Erbmonopol der Kerne ins Gewicht fallen dürfte.

Diese Bedeutung der Kerne kann aber erst auf einer bestimmten Höhe der Entwicklung sich kenntlich machen, wenn die Arbeitsteilung dahin führte, das männliche Element auf das für die Übertragung zu vererbender Merkmale notwendige Organ zu beschränken. Zu Beginn geschlechtlicher Sonderung im Pflanzenreiche kommen Gameten zur Vereinigung, welche miteinander übereinstimmen und alle Bestandteile des Zellkörpers in gleichem Maße aufweisen. In dem Kopulationsprodukt ist auch das Cytoplasma zunächst zu gleichen Hälften vertreten, die beide als lebende Be-

---

1) a. a. O. Zellenstudien, Heft 6, 1907, S. 248, 249.

2) Seine eben zitierte Arbeit S. 247 ff. und über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen, Bd. XVI, 1903, S. 354 ff.

standteile in der neuen Einheit fortbestehen. Mit fortschreitender Arbeitsteilung fällt die Lieferung des Entwicklungssubstrats bei digener Fortpflanzung dem Ei zu. In höchster Ausgestaltung liefert im Pflanzenreich die männliche Zelle der weiblichen nur den Kern, der sich damit als spezifischer Träger der erblichen Eigenschaften deutlich kennzeichnet. Da dieser Kern, ohne besondere Strukturen anzunehmen, welche die Deutung, ob er nur Kern sei, erschweren könnten, dem Ei zugeführt wird, so klärt er uns ganz besonders über seine Leistungen auf. Tierische Spermatozoen sind bei ihrem meist recht komplizierten Aufbau nicht gleich einwandsfreie Objekte, zudem sie auch noch ein Centrosoma in das Ei einführen.

Daß aber nicht minder auch im Tierreich nur der Kern den Träger erblicher Eigenschaften bei der Befruchtung darstellt, sucht Th. Boveri in seinem soeben erschienenen 6. Heft der Zellen-Studien aus dem Verhalten dispermer Seeigel-Eier noch eigens zu erweisen [1]). Denn da besondere Mittel nicht bestehen, um das vom Spermium etwa eingeführte Cytoplasma [2]) in identischer Weise wie „das Spermachromatin" auf die Tochterkerne zu verteilen, so müßten die Vererbungstendenzen dieses Cytoplasma sich sofort dem ganzen Ei gleichmäßig mitteilen. Es müßten demgemäß auch bei Anwesenheit von zwei Spermien deren beiderseitige Qualitäten gleichmäßig gemischt auf das Ei übergehen. Die charakteristische Asymmetrie der dispermen Larven bliebe dann aber ganz unerklärt. Auch die Möglichkeit, daß der väterliche Typus im Centrosoma des Spermiums lokalisiert sei, sucht Th. Boveri zurückzuweisen [3]). Erstens spräche dafür nicht das, was wir von der Funktion, dem beschränkten Vorkommen und der Neubildung der Centrosomen wissen, außerdem war das Verhalten einer Larve damit unvereinbar [4]), die in hohem Grade asymmetrisch sich entwickelte, ungeachtet ihre Centrosomen in allen Teilen einander eben so genau entsprachen, wie in jeder normalen Larve. Diese Larve entstammte einem Echinus-Ei, in welchem infolge bestimmter Versuchsanstellung wohl das Spermazentrum, nicht aber der Spermakern sich mit dem Ei-

1) Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kerns, 1907, S. 111.

2) Th. Boveri schreibt Protoplasma.

3) a. a. O., S. 112.

4) a. a. O., S. 112 und Zellen-Studien, Heft V, 1905, über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigel-Larven von der Chromosomenzahl der Ausgangszelle, S. 22.



kern vereinigte. Das Spermazentrum und die Chromosomen des Eikerns teilten sich nun und versorgten übereinstimmend die aufeinander folgenden Zellgenerationen. Der Spermakern fiel aber ungeteilt der einen Blastomere zu, so daß dessen Chromosomen, mit jenen des Eikerns vereint, nur in den von dieser Blastomere abstammenden Zellen vertreten waren. Nur das konnte die Ursache der Asymmetrie der Larve sein; die in allen Zellen gleichwertigen Centrosomen konnte die Verantwortung hierfür nicht treffen.

Wozu wird aber, läßt sich weiter fragen, von dem jungen Pollenkorn der Angiospermen eine generative Zelle abgegrenzt, da doch ihr cytoplasmatischer Inhalt sich an der Befruchtung nicht beteiligen soll. Zunächst lassen sich phylogenetische Gründe für die Ausbildung dieser Zelle anführen: sie entspricht einem Antheridium der Pteridophyten und stellt den auch auf die Mikrospore der Angiospermen noch vererbten, letzten Rest derselben dar. Zugleich wird dem generativen Kern eine bestimmte für seine einmalige Teilung nötige Cytoplasmamenge auf solche Weise sichergestellt. Wir wissen schon, daß dieses Cytoplasma durch seine Färbungsart anzeigt, daß es besonders reich an jenen Stoffen ist, die bei der Bildung der Spindelfasern und Verbindungsfäden eine Rolle spielen. Und es gibt Fälle, wo das spätere Teilungsbild unmittelbar anzeigt, daß die generative Zelle in der Tat nur so viel Cytoplasma erhielt, als für diesen Teilungsvorgang nötig war. Eine Figur von C. Stuart Gager für Pollen von *Asclepias*[1]), auf die ich schon einmal hingewiesen habe, führt uns in dem noch ungekeimten Pollenkorn eine sich teilende generative Zelle vor, deren gesamter Inhalt in der Bildung der Kernspindel aufging. Denn nur ein inhaltsleerer ganz schmaler Raum trennt in dem Bilde die Teilungsfigur von der Hautschicht der generativen Zelle.

Im allgemeinen gibt die generative Zelle, nachdem ihr Kern geteilt ist, ihre Selbständigkeit auf. Das geschieht entweder sofort, wenn, wie bei *Lilium*, die Teilung des generativen Kerns sich erst im Pollenschlauch vollzieht, oder erst etwas später, falls die Teilung im ungekeimten Pollenkorn schon vor sich ging. Es können alsdann die beiden generativen Kerne eine Zeitlang einen Zelleib behalten, und in diesem wandern sie beispielsweise bei *Asclepias* noch in den Pollenschlauch ein[2]). Bevor sie in Funktion

1) a. a. O., Ann. of Bot., Vol. XVI, 1902, Taf. VII, Fig. 32.

2) C. Stuart Gager a. a. O., S. 189 und Taf. VII, Fig. 33—36.

treten, büßen aber unter allen Umständen die generativen Kerne des angiospermen Pollens ihr Eigenplasma ein. Die Befreiung dieser Kerne aus ihren Zellen entspricht dem Freiwerden der pflanzlichen Spermatozoiden aus ihren Spezialzellen, doch mit dem Unterschiede, daß pflanzliche Spermatozoiden annähernd, oder wie bei Cycadeen und *Ginkgo* vollständig[1]) einen ganzen Protoplasten der Spezialzelle darstellen, bei den Angiospermen hingegen der Spermakern als nacktes Gebilde befreit wird. Der Spermakern im Spermatozoid braucht den ihn umhüllenden Zelleib einerseits als Schutzmittel innerhalb des Mediums, in das er entlassen wird, anderseits als Bewegungsorgan, damit er an seine Wirkungsstätte gelange. Diese Notwendigkeit fällt für den Spermakern der Angiospermen fort. Er bleibt im Cytoplasma des Pollenschlauches eingeschlossen und dieses befördert ihn an seinen Bestimmungsort. Daher konnte es geschehen, daß die Angiospermen uns so rein die Funktion ihrer Spermakerne vorführen.

Das hätten auch jene Gymnospermen schon tun können, die keine Spermatozoiden mehr bilden. Bestimmte Gründe mögen die auch sonst sehr konservativen Coniferen von der Ausführung dieses phylogenetischen Schrittes zurückgehalten haben, so daß ihre Spermakerne noch immer in ihren generativen Zellen eingeschlossen und so durch das Cytoplasma des Pollenschlauches geleitet bis an die Archegonien gelangen[2]). Hingegen scheint dieser

1) Vgl. besonders bei Herbert J. Webber, Spermatogenesis and fecundation of *Zamia,* 1901, p. 50, Taf. IV und Sakugoro Hirasé, Études sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba.* Journ. of the Coll. of Sc., Univ. Imp. Tokyo, 1898, p. 119 u. Taf. VIII.

2) Bei *Dacrydium* behält der generative Kern, der nach Mary S. Young (The male gametophyte of *Dacrydium,* Bot. Gazette, Vol. XLIV, 1907, p. 192) in Begleitung von vier nackten Prothalliumkernen und des nackten vegetativen Pollenschlauchkerns in den Pollenschlauch eintritt, auch seinen Zellkörper. Ganz entsprechend verhält sich nach E. C. Jeffrey und M. A. Chrysler (The microgametophyte of the *Podocarpineae,* The Amer. Naturalist, Vol. XLI, 1907, p. 357) *Podocarpus* und ähnlich auch *Agathis australis.* Das würde nun nicht bei *Araucaria Bidwillii* der Fall sein, wo die zahlreichen Kerne, die G. Lopriore in den Schlauch des keimenden Pollenkorns eintreten sah, alle des Zelleibes entbehren sollten (Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner von *Araucaria Bidwillii,* Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1905, S. 342 und über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* in Résul. scient. du congr. intern. de Bot. Vienne, 1905, p. 416). Lopriores Beobachtungen wurden an künstlichen Kulturen in Nährstofflösung ausgeführt und verlangen somit noch der weiteren Klarlegung. Lopriore selbst erwartet diese erst vom Studium des Befruchtungsvorgangs. Dieser wird, so meine ich, zeigen, daß die vielen nackten Kerne

phylogenetische Schritt von einem Teile der Gnetaceen schon vollzogen worden zu sein. Besonders interessant sind mir in dieser Beziehung die Angaben von George Karsten[1]). Er fand in den Pollenschläuchen von *Gnetum funiculare*, *Gnetum Rumphianum* und *Gnetum ovalifolium* die generativen Kerne bis zum Augenblick der Befruchtung in ihren Zellen eingeschlossen; bei *Gnetum Gnemon* war das hingegen nicht der Fall. G. Karsten fügt dieser Angabe hinzu, daß aber auch bei den erstgenannten drei Arten die Zellbegrenzung nicht immer gleich scharf zu sehen ist und daß Fälle zur Beobachtung kommen, wo die außerordentlich geringen, die generativen Kerne begleitenden Plasmamengen „sich nicht derartig gegen außen absetzen, daß man Ursache hat, sie als Zellen zu bezeichnen". Über das Verhalten der Spermakerne von *Tumboa Bainesii (Welwitschia mirabilis)* sind auch der letzten Veröffentlichung von H. H. W. Pearson[2]) noch keine entscheidenden Daten zu entnehmen, während es nach einer soeben erschienenen Arbeit von W. J. G. Land[3]) über *Ephedra trifurca* so scheinen müßte, als wenn deren beide generativen Kerne, nach der schon in der Pollenzelle vollzogenen Teilung der generativen Zelle, nackend in den Pollenschlauch einträten.

Die generativen Zellen der Pollenkörner bei allen Phanerogamen, Gymnospermen und Angiospermen, führen, bevor sie in Funktion treten, eine Zweiteilung aus[4]). Dieser Teilung folgt bei den Angiospermen die Auflösung der generativen Zelle. Die Teilung wird bei den Cycadeen auch in jenem besonderen Falle voll-

---

nicht Spermakerne sind, daß der generative Kern vielmehr auch hier in einem generativen Zellkörper liegt und in diesem eine Zweiteilung erfährt. Sechs bis zehn Kerne hatten bereits R. B. Thomson (The megaspore-membrane of the Gymnosperms, Univ. of Toronto Studies, 1905, p. 25, Anm.) und Nicolosi Roncati (La polinuclearita nella microspora della Dammara robusta, Rendic. della R. Ac. delle Sc. fis. etc., Napoli 1907) in den Pollenschläuchen von *Agathis*-Arten gesehen und eine noch größere Zahl gab R. B. Thomson für *Araucaria* an (Preliminary note on the *Araucarineae*, Science, N. S. Vol. XXII 1905, p. 88).

1) Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI, 1893, S. 360—368.

2) Some observations on *Welwitschia mirabilis*. Phil. Transact. of the Royal society, Ser. B, Vol. 198, 1906, p. 282.

3) Fertilization and Embryogeny in *Ephedra trifurca*. Bot. Gazette, Vol. XLIV, 1907, p. 275.

4) Bei Araucarien soll das nach R. B. Thomson nicht der Fall sein, was weiter erst zu bestätigen wäre. The *Araucariaceae*, a Proto-siphonogamic method of fertilization. Science, N. S. Vol. XXV, 1907, p. 271.

zogen, wie ihn *Microcycas calocoma* bietet, wo nicht, wie sonst, eine generative Zelle, sondern eine größere Zahl solcher Zellen im Pollenkorn entstehen. Otis W. Caldwell hat deren acht dort gezählt, die bei ihrer Zweiteilung somit sechzehn Spermatozoiden liefern[1]). Nicht minder führt die generative Zelle bei Coniferen auch selbst dann ihre Zweiteilung aus, wenn nur einer der beiden generativen Tochterkerne funktionell ausgestaltet werden soll, so bei *Taxus*[2]), *Podocarpus*[3],) *Torreya*[4]).

Da wirft sich auch die weitere Frage auf, welche Bedeutung diesem Teilungsvorgang zukommen möge. Ich beantworte mir die so gestellte Frage dahin, daß der generative Kern durch diesen letzten Teilungsschritt in die Unmöglichkeit versetzt wird, sich selbständig weiter zu vermehren. Bei den Gymnospermen mag die begrenzte, nicht weiter zunehmende Cytoplasmamenge der generativen Tochterzelle ihn daran hindern, bei den Angiospermen seine nochmalige Teilung wohl infolge der völligen Einbuße seines Cytoplasma und des Versetztwerdens in die neue Umgebung unmöglich werden. Denn augenscheinlich sind für eine solche Teilung die Bedingungen im Cytoplasma des Pollenschlauches nicht günstig. Auch der vegetative Kern des Pollenschlauches teilt sich dort nicht, oder tut es ebenfalls nur unter abnormen Bedingungen auf amitotischem Wege. Die Möglichkeit, daß der Eikern höher organisierter Gewächse ohne Aufnahme eines Spermakerns in eine Teilung eintrete, muß hingegen durch andere Ursachen verhindert sein. Hier scheint es auf die Verdoppelung der Chromosomenzahl für Auslösung des Teilungsvorgangs anzukommen. Das lehrt uns der befruchtete Eikern der Gymnospermen, der nach der Verschmelzung mit dem Spermakern zunächst in freie Teilungen eingeht, um in den meisten Fällen seine Teilungsprodukte weiterhin dem einen Ende des Eies einzufügen. Quantitative Kernplasmareaktionen können solche Entwicklungsvorgänge nicht ausgelöst haben, vielmehr, allem Anschein nach, nur die Doppelzahl der Chromosomen. Anderseits sehen wir,

---

1) *Microcycas calocoma*, Bot. Gazette, Vol. XLIV, 1907, p. 126.

2) W. Belajeff, Zur Lehre von dem Pollenschlauche der Gymnospermen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1893, S. 197; E. Strasburger, Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. Histol. Beitr., Heft IV, 1892, S. 13.

3) W. C. Coker, Notes on the gametophytes and embryo of *Podocarpus*. Bot. Gazette, Vol. XXXIII, 1902, p. 95.

4) Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*. Bot. Gazette, Vol. XXXIX, 1905, p. 165.

daß ein apogames Ei, das bei Angiospermen, durch Ausschaltung der Reduktionsteilung mit der diploiden Chromosomenzahl ausgestattet wurde, ohne weiteres in Teilung tritt. Das geschieht auch bei der Hydropteridee *Marsilia*, ungeachtet ihre Eier, im Falle von Apogamie, in demselben Verhältnis sich vergrößert zeigen, wie ihr diploider Kern, dieser somit eine entsprechend größere Cytoplasmamasse in Teilung zu versetzen hat.

Doch ich will diese Erörterungen hier nicht weiter ausdehnen, da sie meiner Auffassung nach eine Verallgemeinerung nicht zulassen, vielmehr zu dem Ergebnis führen, daß es sehr verschiedene Wege sind, auf welchen die phylogenetische Entwicklung dazu gelangte, daß die Geschlechtsprodukte getrennt nicht entwicklungsfähig sind.

Als Spermatozoiden ausgestaltete generative Zellen werden auch im Pflanzenreiche infolge der starken Umbildung, die ihr Protoplast erfuhr, zur direkten Fortentwicklung ungeeignet. Das ist hingegen nicht der Fall bei den phylogenetischen Nachkommen solcher Spermatozoiden, den männlichen generativen Zellen der Phanerogamen. Denn diese Gebilde kehrten hier zum gewohnten Zellenbau zurück. Daher unter Umständen ihre Teilung sich auch über das normale Maß hinaus fortsetzen kann, wenn besondere Bedingungen hierzu gegeben sind. Ich beobachtete seinerzeit[1]) diese Erscheinung einige Mal bei *Ornithogalum*-Arten und auch bei *Scilla nonscripta (nutans)*, in Pollenschläuchen, die ich aus den Fruchtknoten heraus präpariert hatte. Diese überzähligen Teilungen mögen sich einstellen können, wenn aus irgend welchem Grunde, so vielleicht infolge übermäßiger Ernährung, die generativen Tochterzellen erhalten bleiben und weiter wachsen. Haben die generativen Zellen in den angiospermen Pollenschläuchen ihre Selbständigkeit erst aufgegeben, so ist es mit der Teilungsmöglichkeit ihrer Kerne zu Ende. Das haben wir bei *Lilium* gesehen, wo die Chromosomen der befreiten Kerne es wohl bis zur Längsspaltung, nicht aber bis zur Trennung ihrer Längshälften bringen, weil zu dieser die Mitwirkung der Spindelfasern notwendig ist. Augenscheinlich liegen innerhalb des strömenden Cytoplasma des Pollenschlauches, bei direkter Berührung mit diesem, die Bedingungen für eine Mitose nicht günstig. Das ergibt sich auch daraus, daß wenn, unter abnormen Verhältnissen, der vegetative Kern des

1) Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang usw., 1884, S. 17.

Pollenkorns in Teilung eintritt, dies auf amitotischem Wege geschieht. Ich habe Vorbereitungen zu Amitosen und schon vollzogene Amitosen in vegetativen Kernen solcher Pollenkörner von *Lilium Martagon* gesehen, die sich auf der Narbe befanden, aus irgend einem Grunde aber einen Schlauch nicht treiben konnten. Neben dem in Spindelbildung eingetretenen generativen Kern in Fig. 29, Taf. III ist ein fast durchschnürter vegetativer Kern vorhanden. Solche in Amitose eintretenden vegetativen Kerne verraten hier eine ähnliche Veränderung ihres Inhalts, wie sie auch sonst in anderen Kernen den Amitosen vorauszugehen pflegt[1]). Die Stelle des einen großen Kernkörperchens, oder einiger größerer Kernkörperchen, haben weit zahlreichere kleinere (Fig. 29) eingenommen. Die nämlichen Veränderungen durchlaufen die Kerne der den Griffelkanal von *Lilium* auskleidenden inhaltsreichen Tapetenzellen, um ebenfalls Amitosen auszuführen. Unter abnormen Bedingungen sollen übrigens auch die generativen Kerne innerhalb ihrer Zellen bei der Gattung *Lilium* zu Amitosen schreiten können, doch ist mir das bei *Lilium Martagon* nicht vorgekommen. Hingegen schildert sie sowohl, als auch Amitosen des vegetativen Kerns, Charles J. Chamberlain[2]) im besondern bei *Lilium tigrinum* und *Lilium auratum*. Er gibt an, in den Antheren dieser Pflanzen zahlreiche Pollenkörner gesehen zu haben, die zwei und selbst mehr sowohl generative als auch vegetative Kerne führten. In zwei Fällen bei *Lilium auratum* war eine zweite generative Teilung auf die erste gefolgt und hatte drei generativen Zellen den Ursprung gegeben. Das mag, der Figur nach zu urteilen[3]), auf mitotischem Wege geschehen sein, während die ungleiche Größe der in der generativen Zelle eingeschlossenen Kerne in andern Fällen[4]) auf Amitose hinweist und ein generativer Kern in solcher Vermehrung, von Chamberlain auch dargestellt wird[5]). Die Teilung der vegetativen Kerne muß den Bildern nach zu schließen[6]), in allen Fällen eine amitotische

1) Ich verweise für das Nähere auf meinen Aufsatz: Einiges über Characeen und Amitose, in der Festschrift für Wiesner, S. 24.

2) Contribution to the life history of *Lilium philadelphicum*. II The pollen grain. Bot. Gazette, Vol. XXIII, 1897, p. 427.

3) a. a. O., Taf. XXXV, Fig. 10.

4) So in der Fig. 8, a. a. O.

5) a. a. O., Fig. 11.

6) So in den Figuren 12—15 a. a. O. — Die Chamberlainschen Angaben und Bilder fanden auch Aufnahme in die von Coulter und Chamberlain veröffentlichte Morphology of Angiosperms, 1903, p. 134.

gewesen sein. Wilson R. Smith[1]) hat auch in der von ihm untersuchten *Eichornia crassipes* die Hälfte der Pollenkörner mit zwei vegetativen Kernen versehen, angetroffen. Durch welche Art der Teilung ihre Verdoppelung vollzogen wurde, geht aus der Schilderung nicht hervor. Die ungleiche Größe der vegetativen Kerne in einem der beiden abgebildeten Pollenkörner[2]) zeugt für Amitose. Übrigens spricht Smith selbst die Vermutung aus, die Verdoppelung des vegetativen Kerns beruhe, bei den ihm vorliegenden Pflanzen, auf pathologischen Ursachen, wie denn die *Eichornia* unter dem Breitegrad, wo er sie untersuchte, keine Samen erzeuge. Endlich hat Edw. L. Fullmer[3]) auch Amitosen, die sechs bis acht Kerne liefern können, für den vegetativen Kern des Pollens von *Hemerocallis fulva* angegeben.

Den Angiospermen erwächst jedenfalls ein Vorteil daraus, daß die generative Zelle ihres Pollenkorns, nach vollzogener Teilung, ihre Selbständigkeit aufgibt und die beiden Spermakerne dadurch in die Unmöglichkeit versetzt werden, sich weiter zu vermehren. Zwei generative Kerne sind für die Aufgabe, die dem Pollenschlauch des Angiospermen zufällt, notwendig, aber auch ausreichend. Weitere Teilungen der generativen Kerne würden einen Substanzverlust bedeuten, möglicherweise auch eine Schwächung der beiden erforderlichen Kerne veranlassen.

Unlängst hat O. Juel[4]) beobachtet, daß in den Pollenschläuchen einer Gymnosperme, der *Cupressus Goweniana*, die Teilungsprodukte der generativen Zelle im Pollenschlauch die Teilungen fortsetzen. Er zählte als Endergebnis vier, acht oder zehn, in einzelnen Fällen bis zwanzig generative Zellen. O. Juel sucht diese Beobachtung phylogenetisch zu verwerten. Er möchte in dem Verhalten seiner *Cupressus*-Art eine Annäherung an ältere Typen, denen zahlreichere Spermazellen zukamen, erblicken. Zunächst wird sicherzustellen sein, ob Juel einen normalen Vorgang vor sich hatte, denn die geschilderten Zellteilungen fanden in Pollenschläuchen statt, die in abnorm entwickelte Samenanlagen einer im Gewächs-

1) A contribution to the life history of the *Pontederiaceae*. Bot. Gazette, Vol. XXV, 1898, p. 325.

2) a. a. O., Taf. XX, Fig. 41.

3) The development of the microsporangia and microspores of *Hemerocallis fulva*. Bot. Gazette, Vol. XXVIII, 1899, p. 81.

4) Über den Pollenschlauch von *Cupressus*. Flora, Bd. 93, 1904, S. 59.

haus kultivierten Topfpflanze hineingewachsen waren[1]). Auch ist zu berücksichtigen, daß in diesen Pollenkörnern und Pollenschläuchen nicht etwa, wie bei *Microcycas calocoma* eine größere Zahl primärer generativer Zellen angelegt wurde, vielmehr eine einzige generative Zelle zunächst, wie sonst, entstand, sich dann aber über das gewohnte Maß hinaus vermehrte. Das sieht von vorn herein weit eher nach einem abgeleiteten, als nach einem ursprünglichen Vorgang aus, der somit den Fällen vermehrter Zahl generativer Kerne bei Angiospermen anzureihen wäre, an die ich zuvor erinnerte[2]). Solche vermehrte Teilungen der Spermakerne bei Angiospermen, der Spermazellen bei *Cupressus Goweniana*, ließen sich mit der parthenogenetischen Teilung eines haploiden Eies vergleichen. Bei den höher organisierten Gewächsen stehen augenscheinlich einer solchen Teilung des Eies größere Hindernisse entgegen, als der entsprechenden, in allen Fällen freilich sehr eingeschränkten Teilung einer Spermazelle oder eines Spermakerns im Pollenschlauch der Phanerogamen. Das Ei der mit typischem Generationswechsel ausgestatteten Pflanzen, Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen, ist, soweit die Erfahrungen reichen, für seinen Entwicklungsbeginn, streng an die diploide Chromosomenzahl gefesselt. Das galt bislang, und gilt der Hauptsache nach auch noch weiter für die Farne, bei denen jetzt aber über einen merkwürdigen Fall berichtet wird, wo die Ausbildung der diploiden Generation mit haploider Chromosomenzahl sich vollziehen könnte. Diese Möglichkeit soll bei *Nephrodium molle* vorliegen, und bei apogamischer Entwicklung des Sporophyts aus apogamen Prothallien sich einstellen. Da werde die apogame Entwicklung nicht durch Verschmelzungen von Prothalliumkernen, wie sie seit J. B. Farmer, J. E. S. Moore und L. Digby bekannt sind[3]), eingeleitet, vielmehr, wie Shigéo Yamanouchi angibt[4]),

---

1) So hält auch Anstruther A. Lawson (The gametophytes and embryo of the *Cupressineae,* with special reference to Libocedrus decurrens, Ann. of Bot., Vol. XXI, 1907, p. 285 u. 296) das geschilderte Verhalten für abnorm, da ihm sonst übereinstimmend im Pollenschlauchende der Cupressineen nur zwei generative Zellen, außerdem ein nackter Stielzellenkern und der vegetative Pollenschlauchkern entgegentraten. Vgl. auch C. O. Norén, Die Entwicklungsgeschichte des Juniperus communis, Uppsala Univers., Årsskr. 1907, Matematik och Naturwetenskap. 1, p. 15.

2) Wegen des Verhaltens von *Dacrydium* und *Araucaria* verweise ich auf die Anmerkung S. 540 dieser Arbeit.

3) Die erste Mitteilung: On the cytologie of apogamy and apospory. 1. Preliminary note on apogamy, in Proceed. of the Roy. Soc., Vol. LXXI, 1903, p. 453.

4) Apogamy in *Nephrodium.* Bot. Gazette, Vol. XLIV, 1907, p. 145.

durch Teilungsvorgänge in einer haploiden Prothalliumzelle. Wie weit es dieser Sporophyt mit seinen haploiden Kernen bringt und wie er sich bei etwaiger Sporenbildung verhält, haben wir noch zu erfahren. Von einem haploiden Ei geht aber auch in diesem Falle die Entwicklung nicht aus. Im Gegensatz zu den höher organisierten Pflanzen, ist im Tierreich parthenogenetische Entwicklung, die von einem haploiden Kern, bei diploiden Generationen, ausgeht, nicht eben selten, und ihr konnte in den letzten Jahren noch ephebogenetische[1]) Entwicklung, als künstliche Merogonie, d. h. eine Keimbildung aus kernlosen Eifragmenten, in welche ein Spermatozoid eingedrungen ist, hinzugefügt werden[2]). Mit dem haploiden Kern dieser Spermatozoiden hat man die Entwicklung des Eifragments bei Seeigeln bis zur Ausbildung normaler Larven fortschreiten sehen. Eine solche weit größere Bereitwilligkeit gewisser tierischer Eier in haploide Entwicklung einzutreten, erleichtert bei ihnen auch die Auslösung der Entwicklung unbefruchteter Eier durch bestimmte Reizmittel. Behandlung mit hypertonischem Seewasser ermöglichte es unter anderen J. Löb[3]), Echinideneier parthenogenetisch bis zum Pluteus-Stadium zu erziehen, und Yves Delage[4]) will sogar durch ein besonderes Zusammenwirken von Tannin und Ammoniak Seeigel- und Seestern-Ei durch den Larvenzustand und die Metamorphose gebracht haben. Bei den in Betracht kommenden tierischen Eiern fällt eben unter normalen Be-

---

1) Welche Bezeichnung C. Correns (Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen, 1907, S. 14), wie zuvor schon B. Rawitz (Versuche über Ephebogenesis, Archiv für Entw.-Mech., Bd. XI, 1901) für Merogonie anwendet.

2) Ich zitiere hier nur Th. Boveri, Merogonie (Y. Delage) und Ephobogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache. Anatomischer Anzeiger, Bd. XIX, 1901, S. 156. — Hans Winkler gibt an, merogonische Keimlinge auch von der Fucacee *Cystosira barbata* erhalten zu haben. Über Merogonie und Befruchtung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 753.

3) On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae (plutei) from the unfertilized eggs of the sea urchin. American Journal of Physiology, Vol. III, 1899, p. 135. Über die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenese, Archiv für die ges. Physiol., Bd. CXVIII, 1907, S. 572. Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorgangs und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen. Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgeg. von Wilhelm Roux, Heft II, 1908. Wegen der sonstigen Arbeiten verweise ich auf Th. Boveri's Zellen-Studien, Heft 6, 1907, S. 272 ff.

4) La parthénogenèse sans oxygène. Élevage des larves parthénogénétiques d'Astéries jusqu'à la forme parfaite. Comptes rendus de l'Acad. Paris, t. CXLV, 1907, p. 541.

dingungen die diploide Chromosomenzahl für den Eintritt in die Entwicklung nicht entscheidend ins Gewicht, vielmehr wirkt ausschlaggebend hierbei der vom Centrosoma ausgehende Reiz [1]). Dieser aber kann durch bestimmte experimentelle Eingriffe ersetzt werden. Das gelingt hingegen nicht, wenn es auf die Chromosomenzahl ankommt. Ist aber, wie bei verschiedenen Tieren, ein haploider Ausgangspunkt der Keimentwicklung möglich, so stehen dieser Anlage auch wohl Mittel zu einer erwünschten Verdoppelung der Chromosomenzahl zur Verfügung. Solche Mittel wären eine Längsspaltung der Chromosomen ohne darauf folgende Kernteilung, oder eine Kernteilung ohne Zellteilung, die mit einer Vereinigung der beiden Tochterkerne abschließt [2]).

Bei den höher organisierten Pflanzen, deren Keimentwicklung durch die Verdoppelung der Chromosomenzahl ausgelöst wird, kommt daher echte, von einem haploiden Eikern ausgehende Parthenogenesis nicht vor und ist, soweit unsere Kenntnisse reichen, nicht künstlich zu bewirken. Es fehlt für sie der Ausgangspunkt und das wirkt entscheidend, ungeachtet es auch für den Eikern solcher Pflanzen sonst eben nicht eine unüberwindliche Schwierigkeit sein müßte, sich eine doppelte Chromosomenzahl nach einmal begonnener Entwicklung zu verschaffen. Sahen wir doch, daß der haploide Chalazalkern in den Embryosackanlagen von *Lilium* dies bei gesteigerter Ernährung tut.

Weniger an die diploide Chromosomenzahl gebunden zeigt sich der Entwicklungsantritt des Gameten in den unteren Abteilungen des Pflanzenreichs, die noch keine diploide Generation als besonderen Bionten ausgebildet haben, vielmehr als diploiden Entwicklungsabschnitt nur die Zygote aufweisen. Da tritt der unbefruchtete Gamet mit haploidem Kern unter Umständen in echte parthenogenetische Entwicklung ein, kann zu ihr auch durch bestimmte Einflüsse veranlaßt werden [3]). Bei seiner Teilung braucht eben nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, mit der die diploide Zygote ihre Entwicklung beginnt.

---

1) Das könnte auch zutreffen für den von H. Winkler geschilderten Fall von Merogonie bei *Cystosira*, da die Fucaceen Centrosomen führen.

2) Vgl. in diesem Sinne zu verwertende Angaben in der Zusammenstellung bei Valentin Häcker, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, in Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. I, 1907, S. 18.

3) Georg Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 1896, S. 206 ff., 247, 321.

Merkwürdig erscheint uns das Verhalten jener höher organisierten Algen, Dictyotaceen[1]), Rhodophyceen, die im Besitz von zwei selbständigen Generationen, einer haploiden und einer diploiden, sich befinden, wo sich diese beiden Generationen aber in ihrem Bau voneinander nicht unterscheiden. Da mögen die Gegensätze von haploid und diploid auch nicht so scharf sein, wie es im Generationswechsel der Archegoniaten (Bryophyten, Pteridophyten und Phanerogamen) der Fall ist. Daraus könnte vielleicht ein Anknüpfungspunkt für die Erklärung des eigentümlichen Verhaltens sich ergeben, das jene Algen im Gegensatz zu den Archegoniaten gelegentlich zeigen. Denn bei manchen Rhodophyceen treten an den geschlechtlichen Individuen, die nach den Untersuchungen von Shigeo Yamanouchi[2]) haploid sein müßten, nicht selten Zweige mit Tetrasporen auf, die der diploiden Generation angehören. Möglicherweise werden spätere Prüfungen solcher Fälle ergeben, daß Tetrasporen bildende Zweige an der haploiden Generation ebenfalls haploid sind und daß sie ihre Sporen ohne Reduktionsteilung erzeugen. — Die von Oltmanns[3]) geäußerten Bedenken gegen die Zerlegung des Sporophyts von *Polysiphonia* in zwei Hälften, nämlich die sporogenen Fäden mit den Karposporen einerseits und in den Tetrasporen tragenden Abschnitt anderseits, vermag ich nicht zu teilen. Wie für Yamanouchi so sind auch für mich die diploiden Kerne in beiden Abschnitten für ihre Zusammengehörigkeit und ihre Deutung als eine, aber in zwei Teile zerlegte sporophyte Generation maßgebend. Eine ähnliche Zerlegung des Entwicklungsvorgangs findet ja auch bei den Coleochaetaceen statt, nur betrifft sie nicht eine diploide, sondern eine haploide Generation. Das haben die Untersuchungen von Charles E. Allen[4]) ergeben, gegen die freilich von J. P. Lotsy[5]) und H. Solms[6]) Einwände erhoben worden sind. Ich selbst, der ich die Präparate von Allen kenne, kann an der Richtigkeit seiner Angabe nicht zweifeln. Auf eine briefliche Anfrage bei Charles E. Allen er-

1) Zu vergleichen im besonderen die Studies in the *Dictyotaceae* von J. Lloyd Williams in den Ann. of Bot., Vol. XVIII, 1904, p. 141 u. 183.

2) The life history of *Polysiphonia violacea*. Bot. Gazette, Vol. XLII, 1906, p. 401.

3) Referat über Yamanouchi's *Polysiphonia*-Arbeit in d. Bot. Ztg. 1907, S. 206.

4) Die Keimung der Zygote bei *Coleochaete*. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 1905, S. 285.

5) Vorträge über botanische Stammesgeschichte. 1907, S. 198.

6) Im Referat über Lotsys Buch. Bot. Ztg., 1907, S. 203.

hielt ich zudem den Bescheid[1]), daß er bei Fortsetzung seiner Coleochaete-Studien in den Vereinigten Staaten nicht nur die Reduktionsteilung bei der Keimung der Zygote von *Coleochaete scutata* wiedergefunden habe, sondern denselben Vorgang auch für *Coleochaete soluta* und *Coleochaete pulvinata* feststellen konnte. Danach ist wohl schwerlich zu bezweifeln, daß der diploide Lebensabschnitt von *Coleochaete* nur durch die Zygote vorgestellt wird, und daß die haploide Generation aus zwei Teilen besteht, dem bei der Keimung erzeugten runden Gewebekörper, der in der Schwärmsporenbildung aufgeht und den meist scheibenförmigen, aus den Schwärmsporen hervorgegangenen, Schwärmsporen und Geschlechtsorgane erzeugenden Individuen. Eine Anknüpfung des Generationswechsels der Rhodophyceen an diese Vorgänge ist ausgeschlossen. Ähnlich wie bei *Coleochaete* ist hingegen der Gametophyt der Bryophyten in zwei Abschnitte zerlegt, was zunächst aber noch als Analogie gelten kann.

In der ersten Auflage seiner Vorlesungen über Pflanzenphysiologie hatte L. Jost auf die Möglichkeit hingewiesen, daß bei Pfropfhybriden, falls solche wirklich bestehen sollten, für die Mischung der Merkmale auch eingewandertes Cytoplasma in Betracht käme. Als Bahnen könnten zwischen der Unterlage und dem Reis ausgebildete Plasmabrücken dienen. Ich würde diese Annahme hier nicht mehr berührt haben, da L. Jost selbst ihre Zulässigkeit in der zweiten Auflage seines Buches wesentlich einschränkt[2]), wenn nicht R. Fick auch sie für seine Anschauungen verwertet hätte[3]). Ich suchte die Existenz von Pfropfhybriden in einer kürzlich erschienenen Arbeit[4]) wieder zu bekämpfen. Ich halte die „Pfropfhybride" bis auf weiteres für Bastarde geschlechtlichen Ursprungs[5]). Daß es sich aber für mich, nach dem Standpunkt, den ich in Vererbungsfragen einnehme, auch in der angeführten Arbeit, nicht um ein Forschen nach Einwirkungen von Plasmodesmen handeln konnte, brauche ich wohl nicht erst hervorzuheben. Ich suchte vielmehr

---

1) In einem Brief, der vom 2. August 1907 datiert ist.

2) Vgl. I. Aufl. 1904, S. 466 u. II. Aufl. 1908, S. 461.

3) a. a. O., Ergebnisse usw., S. 28.

4) Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 482.

5) Das zunächst auch noch, nachdem Hans Winkler seine merkwürdige „Chimäre" aus Tomate und Nachtschatten hergestellt hat. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1907, S. 568.

nach Kernbildern, die in diesen vermeintlichen Pfropfhybriden auf eine etwaige Verschmelzung vegetativer, diploider Kerne hinweisen würden, fand aber eben so wenig wie zuvor Anknüpfungspunkte für solche. Daraus schöpfte ich neue Beweise gegen einen vegetativhybriden Ursprung dieser Organismen. Wenn nun gar durch Plasmodesmen hybride Mischungen zwischen Unterlage und Reis erzielt werden könnten, so dürften wohl „Pfropfhybriden“ eine ziemlich häufige Erscheinung sein. Plasmodesmen mögen bei Veredlungen von *Cytisus* auf *Laburnum*, von verschiedenen Mispeln, oder verschiedenen *Citrus*-Arten aufeinander, zwischen Unterlage und Reis ausgebildet werden, sie dürfen dann aber auch nicht zwischen den zahlreichen oft noch viel näher verwandten Pflanzen fehlen, die fortdauern und in endloser Zahl aufeinander veredelt werden. Das Gegenteil einer gegenseitigen Beeinflussung hat man trotzdem täglich vor Augen. So fällt mir stets zur Herbstzeit ein männlicher Ginkgo-Baum unseres botanischen Gartens, dem weibliche Zweige aufgepfropft wurden, dadurch auf, daß diese Zweige so ganz alle ihre Eigenheiten festhalten. Wenn sonst wo, so müßten auch hier Plasmodesmen zwischen der männlichen Unterlage und dem weiblichen Reis ausgebildet worden sein, dessenungeachtet macht sich vom Stamm aus nicht nur keine Wirkung geltend, die das Geschlecht der weiblichen Zweige beeinflußt, sondern diese halten auch an allen ihren sonstigen Merkmalen fest und bleiben sogar weit länger grün als der männliche Stamm, so daß sie schon aus der Ferne sich kenntlich machen.

Die eigenartigen vegetativen Spaltungen, welche *Laburnum Adami* aufweist, und die veranlaßt haben, daß man bei dieser Pflanze nach einem hybriden Vorgang besonderer Art suchen zu müssen glaubte, stellen sich auch bei den als Bizarrien bekannten Formen von *Citrus* ein, ungeachtet sich für letztere eine geschlechtlich-hybride Entstehung überaus wahrscheinlich begründen läßt [1]). K. Goebel machte mich auf einen weiteren solchen Fall aufmerksam, den er in seiner Arbeit „über die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen“ kurz erwähnt hatte [2]). Dort gibt er an, daß ein im Münchener botanischen Garten als *Phyllocactus Dieffenbachianus* kultivierter *Phyllocactus* — „der unzweifelhaft ein (vielleicht abgeleiteter) Bastard ist“, dessen Eltern

1) In meinem eben zitierten Aufsatz, S. 538 ff.

2) Flora, Bd. 80, 1895, S. 102.

ihm aber unbekannt sind, „stets ein Gemenge von *Phyllocactus*- und *Cereus*-Sprossen und Übergänge zwischen beiden" aufweist.

Ein sehr interessantes experimentelles Ergebnis, das ich in vollem Maße für meine Auffassung von den Erblichkeitsträgern verwerten kann, haben bestimmte Versuche mit diözischen Laubmoosen, die von Élie und Émile Marchal ausgeführt wurden, gebracht. Élie und Émile Marchal stellten fest[1]), daß diözische Moose, es waren *Barbula unguiculata*, *Bryum argenteum* und *Ceratodon purpureus*, in jeder Kapsel Sporen vereinigen, aus welchen einerseits männliche und anderseits weibliche Pflänzchen hervorgehen Jedes Sporogon solcher Moose ist somit befähigt, Sporen für beide Geschlechter den Ursprung zu geben. Aus einem männlichen oder weiblichen Pflänzchen lassen sich auf vegetativem Wege stets nur Pflänzchen desselben Geschlechts erzielen, mag nun das sekundäre Protonema, an dem sie entstehen, aus dem Stämmchen selbst, aus seinen Blättern oder aus Brutkörpern hervorgegangen sein. Durch äußere Einflüsse gelang es nicht das Geschlecht eines gegebenen Pflänzchens zu verändern. Da durch ältere Angaben bekannt war, daß es möglich sei, auch Zellen des Sporogons zur Erzeugung von sekundärem Protonema zu veranlassen, so warfen sich die beiden Forscher weiter die Frage auf, wie es mit dem Geschlecht aus solchem Protonema diöcischer Laubmoospflänzchen sich verhalten würde. Es stellte sich heraus, im besonderen für *Bryum caespitosum*, *Bryum argenteum* und *Mnium hornum*, daß ein solches Sporogon-Protonema sowohl männlichen als auch weiblichen, ja sogar hermaphroditen Pflänzchen, die diesen Arten sonst nicht zukommen, den Ursprung geben kann. Daraus folgt, daß, während die Moospflänzchen der ersten haploiden Generation getrennt geschlechtlich sind, das diploide Sporogon der zweiten Generation beide Geschlechter in seinen Zellen vereinigt. Bei der Teilung der Sporenmutterzellen in der Sporogonkapsel wird die Trennung der Geschlechter wieder vollzogen, so daß es dort männlich und weiblich veranlagte Sporen dann gibt[2]). Die Verfasser dieser interessanten Arbeit verlegten die Ursachen der beobachteten Erscheinnng in die

1) Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques. Mémoires couronnés, publiés par l'Acad. roy. de Belgique, Classe des sciences, N. S., t. I, 1906

2) Aposporie et sexualité chez les mousses. Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, Classe des sciences, No. 7, 1907, p. 765.



Chromosomen[1]). Die erste Generation diözischer Moose führt nur „eine Serie von Chromosomen in ihren Kernen, nur einen sexuellen Determinanten; daher ist die Eingeschlechtlichkeit unwandelbar und die Übertragung dieser Polarität durch vegetative Vermehrung von unerschütterlicher Treue". „Der Sporophyt, im Gegenteil, vereinigt infolge der Befruchtung, in seinen Zellen zwei Serien von Chromosomen, und in ihnen die beiden sexuellen Determinanten." Daher man Pflänzchen beider Geschlechter aus diesen Zellen erlangen kann.

Élie und Émile Marchal halten somit die Chromosomen für die geschlechtbestimmenden Elemente der von ihnen untersuchten diözischen Laubmoose. Die Anhänger der cytoplasmatischen Vererbungsvorstellungen werden einwenden, daß die beobachteten Tatsachen die Beteiligung des Cytoplasmas an der Geschlechtsbestimmung nicht ausschließen. Ich bin entgegengesetzter Überzeugung und will sie zu begründen suchen. Sollte an der Trennung der Geschlechtsanlagen in den Sporenmutterzellen der diözischen Moose das Cytoplasma beteiligt sein, so müßte irgend etwas auch für seine vorsorgliche Halbierung geschehen. Das Gegenteil findet aber statt. Denn seit Hugo von Mohls[2]) und Wilhelm Hofmeisters[3]) Zeiten ist bekannt, daß die Sporenmutterzellen der Bryophyten sich simultan in vier Sporen teilen. Das faßt Douglas Houghton Campbell in der zweiten Auflage von „The Structure and Development of Mosses and Ferns" dahin zusammen[4]): „die Sporen sind stets von tetraedrischem Typus, d. h. der Kern der Sporenmutterzelle teilt sich zweimal, bevor irgend eine Teilung des Cytoplasmas erfolgt, obgleich diese Teilung durch in die Zellhöhlung eindringende Furchen angedeutet werden kann, welche sie partiell teilen, bevor die Kernteilung begonnen hat. Die vier Kerne ordnen sich in gleicher Entfernung voneinander in der Nähe der Mutterzelloberfläche an, worauf zwischen ihnen simultan Zellwände gebildet werden, die eine Teilung der Mutterzelle in vier gleiche Zellen von annähernd tetraedrischer Gestalt bewirken". Mit dem von außen in die Sporenmutterzelle vordringenden, der Kernteilung voraus-

1) a. a. O., S. 787.

2) Über die Entwicklung der Sporen von *Anthoceros laevis*, Linnaea 1839. Abgedruckt in den vermischten Schriften 1845, S. 84.

3) Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen usw. 1851, S. 7, 20, 71 ff.

4) a. a. O., 1905, p. 19.

gehenden Furchen, ist das Verhalten einer begrenzten Zahl von Lebermoosen gekennzeichnet, deren Sporenmutterzellen vor ihrer Teilung den späteren Sporen entsprechende Ausstülpungen aufweisen. Der cytoplasmatische Körper bildet aber auch in solchen Fällen eine Einheit bis zu dem Augenblick, wo die Scheidewände auftreten. In einem Worte, bei dem entscheidenden ersten Teilungsschritt des Mutterkerns, bei welchem ganze Chromosomen getrennt werden, somit der Reduktionsvorgang sich vollzieht, findet eine Zerlegung des Cytoplasma in zwei Hälften, die geschlechtlich verschieden sein könnten, nicht statt. Die Sporenmutterzellen der Laubmoose, die Élie und Émile Marchal zu ihren Versuchen dienten, zeigen auch äußerlich nichts von der bevorstehenden Zerlegung ihres Cytoplasmas in die vier Sporenkörper an. Also nur durch die Reduktionsteilung des Mutterkerns kann bei den diözischen Bryophyten eine solche Trennung der Anlagen vollzogen werden, wie sie die hierauf folgende Sonderung der Geschlechter verlangt. Von den beiden Tochterkernen, die aus der Teilung des Reduktionskerns hervorgingen, muß der eine mit der Neigung zum männlichen, der andere mit einer solchen zum weiblichen ausgestattet worden sein. Aus der homöotypischen, durch die Reduktionsteilung vorbereiteten Kernteilung können nur gleichwertige Produkte hervorgehen, also in derselben Mutterzelle zwei männlich und zwei weiblich prädisponierte Enkelkerne. Zwischen ihnen wird erst der Zelleib der Sporenmutterzelle in vier Abschnitte zerlegt.

Wollten wir uns an die Tatsachen allein halten, wie sie aus den Marchalschen Versuchen sich ergeben, und auf sie nur unsere Schlüsse bauen, so könnten wir in der Tat folgern, daß die geschlechtsbestimmenden Erbeinheiten bei den diözichen Bryineen ein Merkmalpaar bilden und glatt bei der Reduktionsteilung gespalten werden. Doch das stimmt nicht zu den sonstigen Erfahrungen über geschlechtliche Sonderungen bei höher organisierten Gewächsen, die vielmehr lehren, daß die Anlagen für beide Geschlechter in den getrenntgeschlechtlichen Individuen vertreten sind und nur das eine Geschlecht dominiert, d. h. im entfaltungsfähigen Zustand sich befindet[1]). Die bei der Reduktionsteilung sich voll-

1) Vergl. meine „Versuche mit diözischen Pflanzen mit Rücksicht auf Geschlechtsverteilung, Biolog. Centralbl. Bd. XX, 1900, S. 657. Eine Übersicht des Tatsachenmaterials auf tierischem Gebiete und der Hypothesen über Geschlechtsbestimmung, die dort aufgestellt und erörtert worden sind, findet man bei Valentin Häcker Die Chromosomen



ziehende Trennung der ganzen Chromosomen bestimmt somit bei diesen Gewächsen nur darüber, welches Geschlecht in den Teilungsprodukten dominieren wird, es entscheidet über die Geschlechtstendenz dieser Produkte. Es ist bekannt, daß aus den weiblichen Blüten der diözischen Melandrien der Pilz *Ustilago violacea* die Staubblätter hervorzulocken vermag und daß an verschiedenen getrenntgeschlechtlichen Phanerogamen, selbst Coniferen, das entgegengesetzte Geschlecht gelegentlich spontan auftritt[1]). Doch es muß auch, solange das Gegenteil nicht erwiesen ist, mit bestimmten Angaben von H. Philibert[2]) für Laubmoose gerechnet werden, denen zufolge bei *Camptothecium lutescens, Homalothecium fallax* und *Fissidens bryoides* Zwergmännchen an Protonema sich bilden sollen, das den unteren, älteren, verdorrenden Teilen, so auch absterbenden Blättern weiblicher Pflanzen entsproßte. — Treffen die Schlüsse zu, die C. Correns aus seinen wohl überlegten und sorgfältig durchgeführten Versuchen mit Bryonien gezogen hat, so wäre es sogar möglich, daß die Reduktionsteilung in der weiblichen Pflanze von *Bryonia dioica* Tochterkerne mit übereinstimmender Geschlechtstendenz lieferte[3]). Denn alle Eier der weiblichen *Bryonia dioica* sollen weiblich disponiert sein. Hingegen würden aus der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen der männlichen Pflanze dieser Art geschlechtlich ungleich veranlagte Kerne hervorgehen, zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich. Die männliche Tendenz der Pollenkörner dominiert über die weibliche der Eier, so daß aus der Vereinigung von männlich disponierten Pollenkörnern mit weiblich disponierten Eiern männliche Pflanzen hervorgehen, aus der Vereinigung weiblich disponierter Pollenkörner mit weiblich disponierten Eiern selbstverständlich Weibchen. Dieser Ursprung der Weibchen ließe es begreifen, warum die Reduktionsteilung in ihnen nur übereinstimmend weiblich veranlagte Kerne liefert. Mit vollzogener Befruchtung ist über das Geschlecht des diözischen Produktes endgültig entschieden, und kein äußerer Einfluß vermag es zu verändern. — Eine nicht unwichtige Stütze dürfte das Correnssche Ergebnis finden, in einer demnächst von Fr. Noll zu erwartenden Veröffentlichung. In einem Vortrag, den Fr. Noll im Juli dieses

---

als angenommene Vererbungsträger, in Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, Bd. I, 1907, S. 61 ff.

1) Ebenda, S. 772.

2) Les fleurs mâles du *Fissidens bryoides*, Revue bryologique, 1883, p. 65.

3) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts nach neuen Versuchen mit höheren Pflanzen. 1907.

Jahres (1907) in der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn hielt, berichtete er über Versuche, die er seinerseits mit höher organisierten diözischen Pflanzen *Mercurialis*, *Spinacia*, *Melandrium* und besonders *Cannabis* anstellte, und die ihn zu wesentlich den gleichen Resultaten, wie sie Correns erlangt hat, führten. Dabei war der Weg, den Fr. Noll bei seinen Versuchen einschlug, von dem Corrensschen durchaus verschieden. Doch darüber soll die Nollsche Arbeit berichten, hier sei nur angegeben, daß Fr. Noll die folgende Fassung seinen Schlüssen gibt: Das Geschlecht wird von dem Pollen bestimmt, oder ist vielmehr lediglich abhängig von dem Charakter der Pollenkörner, der so verschieden ist, daß die „Männlichkeit" in den einen gegenüber der „Weiblichkeit" des Eies prävaliert, in den anderen rezessiv ist.

Im Anschluß an die Marchalschen Versuche mit diözischen Bryineen sei erinnert, daß Fr. Noll auch schon festgestellt hatte, daß bei unserer diözischen *Marchantia polymorpha* das Geschlecht konstant bleibt in allen vegetativen Nachkommen eines Individiuums und daß es nicht gelingt, es durch Ernährungsvariationen zu beeinflussen. Diese Mitteilung hatte Fr. Noll brieflich an Oskar Schultze übermittelt und sie fand Aufnahme in dessen Arbeit „Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen"[1]). Albert Francis Blakeslee[2]) wiederholte die Versuche mit *Marchantia* und konnte sie nur bestätigen. Aus einer einzigen Kapsel stammende Sporen bildeten zum Teil männliche zum Teil weibliche Individuen, die an ihrem Geschlecht festhielten, also wie die Marchalschen Laubmoose sich verhielten[3]). A. F. Blakeslee faßte auch schon den Gedanken, aus dem Sporophyt von *Marchantia* Vorkeime zu erziehen, um an den aus ihnen erhaltenen Thalli die eventuelle Vereinigung beider Geschlechter festzustellen, doch alle diesbezüglichen Kulturversuche schlugen fehl.

Anderseits waren es auch recht lehrreiche Ergebnisse, die A. F. Blakeslee[4]) mit Mucorineen erzielte, bei denen es ihm ge-

---

1) Archiv f. mikr. Anat. Bd. LXIII, 1903, S. 220.

2) Differentiation of sex in Thallus Gametophyte and Sporophyte. Bot. Gazette, Vol. XLII, 1906, p. 170.

3) K. Goebel hat auch schon in der Organographie, 1898, S. 304, darauf hingewiesen, daß die der *Marchantia* nah verwandte *Lunularia*, die wohl schon vor langer Zeit auf Orangenkübeln aus Südeuropa zu uns eingeschleppt worden ist, bisher nur weibliche Exemplare, die sich durch Brutknospen vermehren, erzeugte.

4) Zygospore Germination in the *Mucorineae*. Annales mycologici, Vol. IV, 1906, p. 1.

lungen war, Heterothallie, d. h. Diözie der Thalli festzustellen. Diese Thalli halten an ihrem Geschlecht fest und produzieren in den Sporangien Sporen des gleichen Geschlechts. Nur die Gameten zweier Thalli von verschiedenem Geschlecht kopulieren miteinander. Die keimende Zygote bildet ein Sporangium, dessen Sporen alle von demselben Geschlecht, also entweder männlich oder weiblich sind. Die Zygote muß naturgemäß beide Geschlechter in sich vereinigen, dessenungeachtet geht aus ihr nur das eine oder das andere Geschlecht der Thalli hervor und wird weiter festgehalten. A. F. Blakeslee meint, die Trennung der Geschlechter vollziehe sich kurz vor Bildung der Sporen des bei der Keimung der Zygote entstehenden Sporangiums. Den Ergebnissen späterer Forschung vorgreifend, nehme ich meinerseits an, daß bei der Keimung der Zygote eine Reduktionsteilung erfolgt, bei der die Trennung der über das Geschlecht entscheidenden Anlagen vor sich geht[1]). Da bei Mucorineen die kopulierenden Gameten vielkernig sind und deren Kerne in der Zygote paarweise verschmelzen[2]), die Zygote somit eine entsprechende Anzahl diploider Kerne führt, so wird bei der Keimung der Zygote eine Reduktionsteilung wohl alle diese Kerne treffen[3]). Es müßte hierauf ihre Scheidung nach dem Geschlecht in irgend welcher Weise, etwa durch chemotaktische Abstoßung, sich vollziehen und nur Kerne desselben Geschlechts in das Sporangium gelangen: So bei *Mucor mucedo*. Für die homothallische, d. h. hermaphrodite *Sporodinia* ließe sich hingegen die Annahme machen, daß bei der Keimung ihrer Zygote die Kerne

---

1) Für einen solchen Reduktionsvorgang spricht auch die Tatsache, daß bei den Mucorineen die parthenogenetische Ausbildung nicht zur Kopulation gelangter Gameten zu Azygosporen so leicht gelingt (Georg Klebs, Zur Physiologie derFortpflanzung. Jahrbuch f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 46 ff.) Es braucht tatsächlich bei der Keimung solcher Azygosporen nur die Reduktionsteilung ausgeschaltet zu werden, um weitere normale Entwicklung anzubahnen.

2) Dangeard gibt das für *Mucor fragilis* und *Sporodinia grandis* an, La fécondation nucléaire chez les Mucorinées. Comptes rendus de l'Acad. d. sc., t. CXLII, 1906, p. 645.

3) Daß bei der Keimung der Zygote von *Sporodinia grandis* überhaupt Teilungen des Kerns reichlich erfolgen, geht aus einer Angabe von Maurice Léger hervor. Structure et développement de la Zygospore du *Sporodinia grandis*. Revue gén. de Bot., Bd. VII, 1895, p. 493. Eduard Gruber konnte an derselben *Sporodinia* über das Verhalten der Kerne der Zygote nicht ins klare kommen, doch gibt auch er zahlreiche Kerne in ihrem Innern an, die er dann in den Keimschlauch gelangen läßt. Über das Verhalten der Zellkerne in den Zygosporen von *Sporodinia grandis*. Ber. d. deutsch. bot. Gesell., 1901, S. 54.

beider Geschlechter ohne vorausgehende Scheidung in die Sporangiumanlage eingeführt werden, beide Geschlechter dementsprechend in den vielkernigen[1]) Sporen vertreten sind. Endlich könnte man es auf diesem Wege auch versuchen, das Verhalten von *Phycomyces nitens* entsprechend zu deuten. Bei diesem Pilz vollzieht sich erst in dem Sporangium, das aus der Zygote hervorgeht eine Scheidung von Kernen verschiedenen Geschlechts und ihre Verteilung auf verschiedene Sporen, so daß aus letzteren männliche oder weibliche Thalli hervorgehen. Außerdem kann es sich aber auch so treffen, daß eine Spore Kerne beider Geschlechter erhält und einen hermaphroditen Thallus erzeugt. Ob die hier gemachten Voraussetzungen zutreffend sind, muß sich aus späteren Untersuchungen ergeben. So ist jedenfalls sicher, daß alle die bei Mucorineen beobachteten Erscheinungen sich sehr wohl begreifen lassen, wenn wir die sie bestimmenden Ursachen in die Kerne und nicht in das Cytoplasma verlegen, welches als kontinuierliches Substrat das Innere der Thalli durchströmt.

Bei solcher Zusammenstellung der an getrenntgeschlechtlichen Thallophyten und Cormophyten gewonnenen Ergebnisse ist nicht zu vergessen, daß es verschiedene Generationen in ihrem Entwicklungsgang waren, mit denen man die Versuche anstellte. Bei den Mucorineen experimentierte A. F. Blakeslee mit der allein als Biont auftretenden, einfachchromosomigen, d. h. haploiden Generation; bei den Bryophyten werden die getrenntgeschlechtlichen Individuen ebenfalls durch den als eigentliches Moospflänzchen ausgestalteten haploiden Gametophyten dargestellt. Bei den getrenntgeschlechtlichen Phanerogamen hat man es mit der diploiden Generation, dem Sporophyten, zu tun, der die Merkmale eines verschiedenen Geschlechts durch Ausbildung der Heterosporie und Heterosporangie gewann. Während bei den diözischen Bryophyten die Trennung der Geschlechtstendenzen bei der Reduktionsteilung je zwei und zwei Sporen liefert, die durch Erzeugung verschiedener Geschlechtsorgane an den aus ihnen hervorgehenden Pflänzchen ihr abweichendes Geschlecht anzeigen, bringen alle vier einer Mikro- oder Makrosporenmutterzelle der Gefäßkryptogamen und Phanerogamen entstammenden Sporen übereinstimmende Gametophyten hervor, welche dieselben Geschlechtsprodukte liefern. Erst diese

1) Vgl. hierzu die Angaben über *Sporodinia* bei R. A. Harper, Cell-Division in *Sporangia* and *Asci*. Ann. of Bot., Vol. XIII, 1899, p. 505.



Geschlechtsprodukte zeigen bei diözischen Arten an, daß sie in ihren Geschlechtstendenzen verschieden sind. Und zwar würde das nach Correns und Noll für die Spermakerne von je zwei derselben Pollenmutterzelle entstammende Pollenkörner gelten, nicht aber für Eikerne der Embryosäcke, welche die gleiche weibliche Tendenz hätten.

Möglicherweise werden sich ähnliche Verhältnisse auch für die Geschlechtsprodukte der höher organisierten Tiere herausstellen.

Von den Erscheinungen, welche echte, habituelle Parthenogenesis in Hinblick des Geschlechts im Tierreich zu zeitigen vermag, ist aus Gründen, die C. Correns[1]) treffend motiviert hat, bei dieser Erörterung abzusehen.

Daß es vorteilhaft für die höher organisierten diözischen Pflanzen sein kann, die Geschlechtsbestimmung in die Pollenkörner zu verlegen, leuchtet ein, wenn man bedenkt, daß alle 4 Pollenkörner aus einer Mutterzelle in Wirksamkeit treten können, eine Embryosackmutterzelle aber nur einen einzigen Embryosack produziert. Dieselben Vorteile könnten für die höher organisierten Tiere aus der Verlegung der Geschlechtsbestimmung in die Spermatozoiden erwachsen, da ja auch eine Eimutterzelle nur ein Ei liefert, während 3 Kerne zugrunde gehen. Bei verschiedener Geschlechtstendenz der Kerne würde sich die hierdurch veranlaßte Störung im Geschlechtsverhältnis erst bei hohen Zahlen ausgleichen.

Ich möchte am Schluß nochmals hinzufügen, daß nach den Vorgängen, die ich in dieser Arbeit eingehend zu begründen suchte, ausgeschlossen erscheint, daß das Cytoplasma bei Angiospermen in die geschlechtsbestimmenden Ursachen eingreife. Denn der angiosperme Keim enthält sein Cytoplasma von der Mutter, müßte somit bei diözischen Angiospermen stets weiblich werden, wenn dem Cytoplasma eine solche Bedeutung zukäme.

In einer soeben erschienenen Arbeit „über die Kopulation und Keimung von *Spirogyra*"[2]) knüpft A. Tröndle an das Verhalten der Chlorophyllbänder dieser Pflanze in der Zygote an, um aus ihnen eine Unmöglichkeit der Beteiligung der „Assimilationsmasse" an der Übertragung erblicher Eigenschaften zu erweisen. Das Gegenteil ist, soviel mir bekannt, nie behauptet worden. Auch werden tatsächlich

1) Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, S. 12.

2) Bot. Ztg., I. Abt., 1907, S. 187, 196, 213.

durch pflanzliche Spermatozoiden höherer Ausbildung und durch Pollenschläuche Chromatophorenanlagen in die Eier nicht eingeführt, sind vielmehr nur in diesen vorhanden, im Keim somit rein mütterlichen Ursprungs. Es schadet bei alledem nicht, daß auf diesen Punkt noch besonders hingewiesen wird, da die Chromatophoren doch immerhin zu den Bestandteilen des lebenden Protoplasma im Pflanzenreich gehören. In den Zygoten von *Spirogyra* werden, wie seinerzeit schon Vincent Chmielevsky[1]) feststellte, die von der männlichen Zelle stammenden Chlorophyllbänder desorganisiert und nur die von der weiblichen Zelle gelieferten im Keimling fortgeführt.

Die diploiden an dem Sporogon erzogenen Moospflänzchen geben ein neues Beispiel einer von Natur aus haploiden Generation im pflanzlichen Generationswechsel ab, welche die doppelte Chromosomenzahl in ihren Kernen verträgt, ohne durch sie in ihrer Formgestaltung behindert zu werden. Wir kennen dieselbe Erscheinung für das Prothallium bestimmter Farne und Wasserfarne (*Marsilia*) und den dem Prothallium entsprechenden Abschnitt im Entwicklungsgang verschiedener apogamer Angiospermen. Wie bei letzteren doppeltchromosomige Eier auf diesem Wege zustande kommen, so werden solche auch bei apogamen Marsilien erzeugt und ist sogar die Bildung durchaus mobiler Spermatozoiden solchen Ursprungs bei apogamen Farnen nicht ausgeschlossen. Nun kommen die Geschlechtsorgane an den künstlich erschaffenen diploiden Moospflänzchen noch hinzu. Eine Befruchtung der doppeltchromosomigen Eier bei apogamen Angiospermen und bei Marsilien stellte sich als unmöglich heraus[2]), sie konnte bis jetzt auch nicht bei apogamen Farnen nachgewiesen werden[3]). Élie und Émile Marchal standen vor der Frage[4]), ob sie wohl an den diploiden Geschlechtsorganen ihrer Moospflanzen möglich sei. Das durfte von vornherein als nicht eben wahrscheinlich erscheinen, weil ein doppeltchromosomiges pflanzliches Ei, in allen bisher sicherstehenden Fällen, die Aufnahme weiterer Kernelemente verweigert. Doch diese Marchalschen Moose stellen ein so eigenartiges Kunstprodukt dar, daß man

1) Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der *Spirogyra*-Arten. Bot. Ztg., 1890, S. 773.

2) E. Strasburger, Apogamie bei *Marsilia*. Flora, Bd. 97, 1907, S. 123.

3) J. Bretland Farmer and L. Digby, Studies in Apospory and Apogamy in Ferns. Ann. of Bot., Vol. XXI, 1907, p. 165.

4) Aposporie et sexualité etc., p. 789.

bei ihnen auch das unmöglich erscheinende nicht ohne weiteres abweisen dürfte. Verdanken sie doch ihre Entstehung nicht einem allmählichen Werdegang, sondern einem unvermittelten experimentellen Eingriff. Auf eine briefliche Anfrage, die ich kürzlich an die Herren Marchal richtete, erhielt ich aber die Antwort[1]), daß ihre diploiden Moospflänzchen, trotz überaus zahlreicher, unter sehr verschiedenen Bedingungen ausgeführter Kulturen, von einer Befruchtung nichts verraten hätten.

Während ich nach den Teilungszuständen suchte, die mich über das eigenartige Verhalten des Chalazalkerns in der Embryosackanlage von *Lilium* aufklären sollten, kamen mir fortdauernd auch Teilungsbilder des Reduktionskerns zu Gesichte. Ich konnte nicht umhin auch ihnen volle Aufmerksamkeit zu schenken, da doch über ihre Deutung noch immer Einigkeit nicht herrscht. Es fiel mir aber nichts auf, das mich in der Auffassung erschüttert hätte, die ich mir auf Grund unserer gemeinsamen, in den „Histologischen Beiträgen zur Vererbungsfrage“ niedergelegten Untersuchungen[2]), von der Reduktionsteilung gebildet habe.

So liegt es denn auch nicht in meiner Absicht über meine jetzigen Beobachtungen wieder zu berichten und den schon vorvorhandenen Abbildungen von *Lilium* neue hinzuzufügen. Es scheint mir überhaupt, daß von einer nochmaligen Prüfung schon so oft untersuchter pflanzlicher Objekte eine endgültige Einigung über noch vorhandene Differenzen kaum zu erwarten ist. Was mit den jetzigen mikrotechnischen Methoden und optischen Hilfsmitteln an diesen Objekten sich erreichen läßt, liegt in unzähligen Beschreibungen und Abbildungen vor und wenn Kontroversen fortbestehen, so liefern sie eben den Beweis, daß wir an einzelnen Stellen uns an den Grenzen befinden, über die hinaus eine objektive Sicherung der Ergebnisse nicht reicht. Es dürfte sich daher, meiner Ansicht nach, empfehlen, die Studien über Reduktionsteilung bei den Pflanzen jetzt vornehmlich innerhalb weniger erforschter Teile ihres Reichs fortzusetzen.

Ich denke somit nicht daran, hier nochmals auf die Schilderung der Reduktionsteilung bei den Lilien zurückzukommen, wohl

1) Am 20. Oktober 1907.

2) E. Strasburger, Charles E. Allen, Kiichi Miyake und James Bertram Overton. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1906, S. 1.

aber möchte ich einige der allgemeinen Gesichtspunkte hervorheben, die mich bestimmen, an den Deutungen festzuhalten, die ich den einzelnen Phasen des Vorgangs, in dem Aufsatz über „Typische und allotypische Kernteilung“ gab[1]).

Vor allem sei vorausgeschickt und ausdrücklich betont, daß die auf pflanzlichem Gebiet in Fragen der Reduktionsteilung noch fortbestehenden Gegensätze sich nicht auf die Tatsache der Reduktionsteilung als solche, sondern auf gewisse Vorgänge, die ihr vorausgehen, beziehen. Das hebt auch Victor Grégoire in seiner letzten, diesem Gegenstand gewidmeten Arbeit hervor[2]). Die wichtigste Kontroverse betrifft den Vorgang, dem die Paare, „Gemini“, wie sie V. Grégoire nennen möchte[3]), in welchen die Chromosomen in die Kernplatte der Reduktionsspindel eintreten, ihre Entstehung verdanken. V. Grégoire und seine Schüler, dann O. Rosenberg, wir im Bonner Institut um nur eine Anzahl botanischer Stimmen zu zählen[4]), treten für eine frühzeitige seitliche Aneinanderfügung der Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung ein. Die in den späteren Prophasen immer schärfer vortretende Doppelnatur der den Knäuel bildenden Fäden, gibt für uns nur den sichtbaren Ausdruck ab für eine zunehmende Sonderung dessen, was sich zuvor zusammengefügt hatte. In den Chromosomenpaaren der Kernplatte erkennen wir die früheren Doppelgebilde wieder, deren Komponenten, man könnte jeden von ihnen einen Paarling nennen, wie man von Zwillingen und einem Zwilling spricht, sich verkürzt, verdickt und in dieser oder jener Weise aneinander befestigt haben. Die in den beiden Paarlingen auf einem bestimmten Entwicklungszustand sich andeutende wirkliche Längsspaltung, stellt, unserer Ansicht nach, die gewohnte Längsspaltung dar, die bei jeder typischen Kernteilung sich einstellt, die aber unter den Bedingungen, die im Reduktionskern herrschen, nicht vollendet wird. Denn es sollen ganze Chromosomen den Tochterkernen zugewiesen werden, ihre Längshälften somit beisammen bleiben. Erst in den Tochterkernen ist die Trennung dieser Längshälften in dem homöotypischen Teilungsschritt vorgesehen. — Die Anhänger derjenigen Ansicht, die

1) a. a. O., S. 35 ff.

2) La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux, La Cellule, t. XXIV, 1907, p. 369.

3) Die Bezeichnung wurde vorgeschlagen von J. E. Moore und A. L. Embleton, On the Synapsis in Amphibia, Proceedings of the Roy. Soc, B. Vol. LXXVI, 1906, p. 558.

4) Wegen der Literatur verweise ich auf die Spezialarbeiten.

besonders durch J. Bretland Farmer und seine Schüler, doch auch durch andere namhafte Forscher vertreten wird, sehen die Doppelfäden der frühen Prophasen der Reduktionsteilung als Ergebnis einer Längsspaltung an, auf die eine mehr oder weniger vollkommene Wiedervereinigung der Spaltungsprodukte folgen soll. Die in den späteren Prophasen vorhandenen Doppelfäden gehen hingegen, ihrer Ansicht nach, aus Schleifen des Knäuels hervor, deren Schenkel sich zusammenfügen. Jede Schleife hätte zwei aufeinanderfolgenden Chromosomen entsprochen und auf solche Weise die Bildung eines Chromosomenpaares bewirkt. Damit wären wie bei der anderen Auffassung des Vorgangs, jene Chromosomenpaare erlangt, die in die Bildung der Kernplatte eingehen. Die Zusammensetzung aus zwei Längshälften, welche die Komponenten der Paare bald nach ihrer Trennung erkennen lassen, käme durch die erneuerte Sonderung der einstigen Spaltungsprodukte zustande.

Ich halte, wie schon vorausgeschickt, an der frühzeitigen Paarung der Chromosomen, als dem Ursprung der Doppelchromosomen fest, welche die Kernplatte der Reduktionsspindel bilden. Ich verweise nicht auf bestimmte Angaben und Figuren, um das zu stützen[1]), da mir solche entgegengesetzter Tendenz vorgehalten werden würden, sondern auf allgemeine Gründe, die für meine Auffassung sprechen. Die Erfahrung lehrte mich, daß solche logische Gründe nicht zu unterschätzen sind. Auf allen Gebieten eigener botanischer Forschung trat mir entgegen, daß an solche besondere Strukturen sich auch besondere Leistungen knüpfen, und daß derjenige, der das Gegenteil annimmt, zu irren pflegt. Würden nun, in dem Farmerschen Sinne, die Doppelchromosomen der Reduktionsteilung aus der Schleifenbildung hervorgehen, so bliebe der ganze Abschnitt der Prophasen, der diesem Stadium vorausgeht, unerklärt, ja, er müßte fast überflüssig erscheinen. Dieser Vorwurf würde aber gerade solche Ausgestaltungen in den Prophasen treffen, die für die Reduktionsteilung charakteristisch sind und sie von typischen Mitosen unterscheiden. Wozu dann, so müßte man fragen, das Ausspinnen der Chromosomen zu so langen, feinen Fäden zu Beginn des Vorgangs, wozu Doppelfäden auf so frühen Stadien, wo doch bei der typischen Mitose eine Längsspaltung erst an relativ stark verkürzten und verdickten Chromosomen sich vollzieht; warum

1) Obgleich die Angaben in der letzten Arbeit von V. Grégoire (a. a. O.) hier wieder schwer ins Gewicht fallen.

nicht die Bildung der Chromosomenpaare erst kurz vor Anlage der Kernplatte, wo sie leichter sich vollziehen ließe, als selbst unter Zuhilfenahme der Farmerschen, doch immerhin noch langen Schleifen?

Ich suchte mir in meinem Aufsatze über „Typische und allotypische Kernteilung" [1]) die spezifischen Erscheinungen, welche die Prophasen der Reduktionsteilung auszeichnen, nach den Leistungen, die ihnen, meiner Ansicht nach, obliegen, zurechtzulegen. Die als Synapsis bezeichnete Zusammenziehung des Kerngerüstes auf einen Knotenpunkt schien mir dazu bestimmt, die homologen Chromosomen auseinander zu bringen. Es folgt das Ausspinnen der Chromosomen aus dem Knäuel in Paaren, zu feinen Fäden, die oft eine ganz bedeutende Länge erreichen. Durch diese Streckung der Chromosomen werden, so meine ich, die in ihnen eingeschlossenen Erbeinheiten, die Pangene, auseinander gezogen, um in gesonderten Gruppen, den Iden, im Lininfaden verteilt zu werden. Infolge gemeinsamer Streckung der zusammengehörenden Paarlinge erlangen die homologen Iden in beiden die nämliche Lage, sie befinden sich einander gegenüber. Da in diploiden vegetativen Kernen, wie ich das in einem Aufsatze über die Individualität der Chromosomen nachzuweisen suchte [2]), die homologen Chromosomen bei ihrer Sonderung aus dem Kerngerüst nicht nebeneinander zu liegen kommen, sondern einander folgen, um erst weiterhin zu Paaren sich anzuordnen, so begreift man leicht, daß ein so eingreifender Vorgang wie die Synapsis, zum mindesten in vielen Fällen, notwendig wurde, um sie von Anfang an in die richtige Lage zu bringen. Daß während der hierauf folgenden Streckung der Paare im Reduktionskern, ihre Zusammensetzug aus zwei Paarlingen nicht überall erkennbar ist, läßt sich daraus erklären, daß ein möglichst inniger Verband die übereinstimmende Streckung am besten gewährleistet.

Die durch die gleichmäßige Streckung gesicherte Gegenüberstellung der homologen Iden ist geeignet, ihre Wechselbeziehung zu fördern und scheint mir daher in besonders erwünschter Weise die Möglichkeit eines Einblicks in die theoretisch hierher zu verlegenden Vorgänge anzubahnen. Hugo de Vries hatte bereits 1903 in

1) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, S. 85 ff.; das betreffende Heft der Jahrbücher erschien im Juli 1905. So auch in dem populär gehaltenen Aufsatz: Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reiche. 1905.

2) Die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 492.



seinem populär gehaltenen Vortrag über Befruchtung und Bastardierung[1]) ein zutreffendes Bild von dem, wie etwa ein Austausch von Anlagen sich zwischen väterlichen und mütterlichen Kernfäden vollziehen könnte, entworfen. Hugo de Vries stellte sich vor, daß diese Wechselwirkung im Laufe der ontogenetischen Entwicklung zwischen den Kernfäden verschiedener Abstammung sich vollziehe. Dieser Vorstellung eine reale Grundlage zu geben und sie an einen ganz bestimmten Entwicklungszustand zu knüpfen, war erst möglich, als die Paarung homologer Chromosomen in den Prophasen der Reduktionsteilung wahrscheinlich wurde. Ich tat das 1904 in dem schon zitierten Aufsatz, ohne daß mir, als ich ihn niederschrieb, der de Vriessche Vortrag gegenwärtig war. Es ist vielleicht nicht ohne Bedeutung, hervorzuheben, daß Hugo de Vries auf Grund theoretischer Erwägungen Vorgänge konstruierte, die sich zwar nicht an Zustände, die er sich dachte, wohl aber an später entdeckte Strukturen so gut anknüpfen ließen. Diese Anschauungen stimmen freilich nicht zu der Auffassung, die V. Grégoire vertritt, ungeachtet auch er die fadenförmige Streckung der gepaarten Chromosomen annimmt. Doch er sucht in seiner letzten Arbeit im einzelnen den Nachweis zu führen, daß die Doppelfäden durch alle Stadien der Prophasen getrennt blieben und sich auch weiter gesondert bis in die Gemini der Kernplatte verfolgen lassen. Nach V. Grégoire sollen somit die Paarlinge nie zu einer solchen Vereinigung gelangen, wie sie zu einem Austausch elementarer Teilchen notwendig wäre. — Da wirft sich aber sofort wieder die Frage auf, wozu das ganze Spiel? Ich will nicht den V. Grégoireschen Angaben andere gegenüberstellen, die eine zeitweise Verschmelzung der Paarlinge, oder zum mindesten doch ihrer Iden behaupten, vielmehr prüfen, ob denn nicht eine Versöhnung meiner theoretischen Forderungen mit seinen Befunden in anderer Weise zu erreichen sei. Denn wenn auch V. Grégoire behauptet[2]), daß die ein Chromosomenpaar darstellenden Fäden vollkommen deutlich (parfaitement distincts l'un de l'autre) bleiben, so fügt er doch hinzu, daß sie einander mehr oder weniger eng (étroitement) genähert sind. Er findet außerdem zwischen den doppelten Fäden auch einfache, welche doppelt sein müßten, doch fügt er solches Aussehen auf ein gegenseitiges Umschlingen der Fäden zurück.

1) Vortrag, gehalten in der 151. Jahresversammlung der holl. Gesell. der Wiss. zu Harlem am 16. Mai 1903, S. 48.

2) a. a. O., S. 381 ff.

Auch wären die Fäden einander oft so stark genähert, daß sich ihre doppelte Zusammensetzung nur an der Verdoppelung der Enden kenntlich macht[1]). Solche Annäherungen wie die geschilderten, auch wenn sie nur kurze Zeit dauern sollten, könnten wohl aber schon genügen, damit die postulierte Wechselwirkung sich vollziehe. Die dem Beobachter so oft entgegentretende Erscheinung einer ungleich intimen Vereinigung der Doppelfäden innerhalb ihres Verlaufs, könnte damit zusammenhängen, daß überhaupt die Dauer der Berührung oder des Verbandes der einzelnen Stellen durch das Bedürfnis geregelt wird und mit dem Augenblick aufhört, wo sie nicht mehr nötig ist. Die Verschiedenheiten in dem Zusammenhang der gepaarten Fäden, die so oft auffallen, brauchte somit nicht bloß den Fixierungsmitteln zur Last gelegt zu werden. Nur die Annahme einer Wechselwirkung macht aber die Tatsache, die auch V. Grégoire als richtig anerkennt, verständlich, daß in den zu Paaren vereinigten Fäden die Iden einander gegenüberliegen. V. Grégoire sucht freilich diese Erscheinung sich als Folge einer übereinstimmenden Dehnung einander bereits während dieses Vorgangs stark genäherter Fäden zurechtzulegen[2]). Ich überlasse es einem Jedem, zwischen meiner und der Grégoireschen Deutung die Wahl zu treffen. — Das Stadium, auf welchem Farmer sich die Schenkel von Schleifen zu Doppelchromosomen vereinigen läßt, würde unter keinem Umstande mehr zu einem Austausch von Elementen oder zu einer sonstigen Wechselwirkung zwischen diesen Chromosomen geeignet sein. Denn auf diesem Stadium haben sich die Fäden bereits bedeutend verkürzt und verdickt, die Zeit somit schon hinter sich, in der sie in wirklich intime Beziehung zueinander hätten treten können. Die Zentrierung der Schleifenansätze auf einen gemeinsamen Mittelpunkt, wie sie häufig zu beobachten ist, und auf die Farmer als auf ein die Paarung der Schleifenschenkel vorbereitendes Stadium Nachdruck legen, wird durch eine Gruppierung dieser Schleifen um das Kernkörperchen veranlaßt[3]). Sie mag mit einer Nahrungszufuhr aus diesem in Verbindung stehen. Wo mehr als ein Kern-

1) a. a. O., S. 382.

2) a. a. O., S. 411.

3) Hierfür würden sich zahlreiche in der Literatur verstreute Bilder, die fast in jeder der in Betracht kommenden Arbeiten in die Augen fallen, als Belege anführen lassen. Anders in dem Synapsisstadium, wo das Kernkörperchen aus dem synaptischen Knäuel meist hinausgedrängt erscheint.

körperchen vorhanden ist, gibt es unter Umständen entsprechend viel erkennbare Gruppierungszentren, oder es treten diese nicht mehr deutlich hervor. — In den von ihm untersuchten Objekten findet V. Grégoire nicht jene „Gamosomen“ vor, deren Paarung ich zur Zeit der Synapsis geschildert habe. Vielleicht ist die Ursache zu diesem Differenzpunkt nur eine nebensächliche. Ich habe Paare verdichteter Stellen in dem sich kontrahierenden Gerüstwerk der von James Bertram Overton untersuchten Reduktionskerne dikotyler Pollenmutterzellen zu oft gesehen, um an ihrer Existenz zu zweifeln. Bei Monokotylen sah ich sie nicht. Ein prinzipieller Unterschied kann in dieser Verschiedenheit nicht liegen, vielmehr nur ein solcher, wie er zwischen Kernen gegeben ist, die im Ruhezustand ein gleichförmiges Gerüstwerk aufweisen und solchen, die alsdann verdichtete Stellen zeigen. Auf die Gewebekerne der Cruciferen, die sich nach letzter Art verhalten, wurde in dieser Arbeit von Neuem hingewiesen; es sei noch hinzugefügt, daß Fr. Laibach in einzelnen Fällen, so oft in den ruhenden Kernen der Nebenblätter von *Sisymbrium*, auch eine paarweise Anordnung der Chromatinansammlungen aufgefallen ist[1]). Daß die Zahl dieser verdichteten Stellen mit jener der Chromosomen übereinstimmt, wurde schon einmal hervorgehoben. Darnach könnte sehr wohl in den Reduktionskernen bestimmter Pflanzen die Chromosomenpaarung von der Annäherung zweier Chromatinansammlungen ausgehen, bei anderen Pflanzen sich in der Zusammenfügung von gleichmäßig sich aus dem Gerüstwerk heraussondernden Fäden äußern. In noch anderen Fällen mag endlich die Vereinigung der homologen Fäden so leicht vor sich gehen, daß nicht einmal eine synaptische Kontraktion des Gerüstwerkes hierzu nötig ist. Das dürfte unter anderem für jene tierischen Objekte gelten, bei welchen A. und K. E. Schreiner[2]) eine Synapsis in Abrede stellen. — V. Grégoire sucht endlich in seiner so sorgfältig durchgeführten letzten Arbeit auch den Nachweis zu führen[3]), daß die Sonderungen im Reduktionskern sich nicht an einem kontinuierlichen Spirem vollziehen, vielmehr die gepaarten Chromosomen von Anfang an freie Ende besitzen. Wo ein Zusammenhang zwischen ihnen sich nach-

1) Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Beihefte zum bot. Centralbl., Bd. XXII, I. Abt., 1907, S. 200, dazu Fig. 3, Taf. VIII.

2) Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. Archives de Biol., t. XXII, 1905 (1906), S. 1.

3) a. a. O., S. 286ff.

weisen ließe, wäre er nur zufällig. Bis jetzt galt die gegenteilige Ansicht, wobei ich selbst mir vorstellte, daß durch den Verband der Paare ihre bestimmte Aufeinanderfolge zunächst besser gesichert werde. Daß dieses Mittel in bestimmten Fällen auch auf viel späteren Stadien für eine regelrechte Einordnung der Chromosomen in die Kernspindel Sorge trägt, lehrt das Verhalten von *Galtonia* und von *Tradescantia*, wo kettenförmige Verbände von Chromosomen vor der Spindelbildung hergestellt werden.

Ich habe die allgemeinen Probleme der Reduktionsteilung, auf die es mir allein hier ankam, erörtert, ohne die reiche Nomenklatur anzuwenden, die für die einzelnen Stadien des Vorgangs besteht. Die vorgeschlagenen Bezeichnungen sind oft sehr treffend gewählt worden, zumal die, welche wir V. Grégoire verdanken. Anderseits dürfte es sich aber empfehlen, die Zahl dieser Namen nicht über die Maße zu steigern. Sie hören auf, ihren Zweck zu erfüllen, d. h. Wiederholungen in der Beschreibung überflüssig zu machen, wenn sie so zahlreich werden, daß man sie nicht mehr mühelos behalten und ihre Bedeutung sich bei Bedarf sofort vergegenwärtigen kann.

Figuren-Erklärung.

Sämtliche Figuren nach Mikrotomschnitten.

Als Fixierungsmittel wurde in allen Fällen Chromosmiumessigsäure benutzt.

Zur Färbung der Embryosackpräparate diente vornehmlich Eisenhaematoxylin, der Pollenkörner- und Pollenschlauchpräparate vornehmlich Gentiana-Safranin-Orange.

Die Vergrößerung der Figuren beträgt 1600 oder 400.

Die Figuren 23 bis 25 beziehen sich auf *Lilium candidum*, die übrigen auf *Lilium Martagon*.

Tafel I.

Fig. 1. Kernplatte in der Aufsicht aus einer Integumentzelle der Samenanlage. Vergr. 1600.

Fig. 2. Unterer Teil einer Embryosackanlage. Der höher gelegene Reduktionskern befand sich im Zustand der Synapsis. Vergr. 1600.

Fig. 3. Die Tochterkernanlagen des ersten Teilungsschrittes in einer verhältnismäßig sehr kurzen Embryosackanlage. Vergr. 400.

Fig. 4. Die Tochterkernanlagen des ersten Teilungsschrittes, der untere bedeutend größer. Vergr. 400.

Fig. 5. Die Tochterkerne in den Prophasen von Strahlungen umgeben. Vergr. 400.

Fig. 6. Die Tochterkerne zur Zeit der Kernplattenbildung, sehr ungleich. Vergr. 400.

Fig. 7. Die fertigen Kernspindeln der Tochterkerne, in *a* der obere, in *b* der untere Kern. Vergr. 1600

Fig. 8. Kernspindelstadium des unteren Tochterkerns. Vergr. 1600.

Fig. 9. Während der Kernplattenbildung der Tochterkerne. Die Chromosomen des unteren Tochterkerns haben sich in zwei Gruppen getrennt. Vergr. 400.

Fig. 10. Fertige Kernspindeln der Tochterkerne, Verschiedenheit der Chromosomenzahl auffallend. Vergr. 400.

Fig. 11. In *a* und *b* die obere Kernspindel in zwei aufeinander folgenden Schnitten, in *c* und *d* die untere Kernspindel aus denselben Schnitten. Vergr. 1600.

Tafel II.

Fig. 12. Der untere Tochterkern im Kernspindelstadium. Kernplattenelemente auffällig verschieden in der Breite. Vergr. 1600.

Fig. 13. Unterer Tochterkern im Kernspindelstadium. Er führte besonders zahlreiche Chromosomen. Nur seine stärkere innerhalb desselben Schnittes liegende Hälfte kam zur Darstellung. Vergr. 1600.

Fig. 14. Untere Tochterkerne in der Metaphase. Vergr. 1600.

Fig. 15. Obere und untere Tochterkerne in der Anaphase. In *a* die ganze Embryosackanlage bei 400facher Vergrößerung. In *b* die eine, dem Zuschauer zugekehrte Hälfte der oberen Teilungsfigur, in schräger Polaufsicht. Vergr. 1600. In *c* die untere Teilungsfigur, deren abwärts gekehrte Hälfte unvollständig. Vergr. 1600.

Fig. 16. Das obere und untere Enkelkernpaar. Auffälliger Größenunterschied. Vergr. 400.

Fig. 17. Oberes und unteres Enkelkernpaar. Größen- und Gestaltsunterschiede. Vergr. 400.

Fig. 18. Die Enkelkerne in Prophasen. Der unterste Enkelkern in abnormer Teilung. Vergr. 400.

Fig. 19. Die Enkelkerne in Vorbereitung zur Kernplattenbildung. Der unterste in abnormer Teilung. Vergr. 400.

Fig. 20. Drei Enkelkerne im Kernspindelstadium. Der unterste in abnormer Teilung. Vergr. 400.

Fig. 21. Die Enkelkerne geteilt, an dem untersten abnormen hat sich die ganze Kernmasse nach dem einen Ende der Spindel gezogen. Vergr. 400.

Fig. 22. Ein abnormes Teilungsbild des untersten Enkelkernes. Vergr. 1600.

Fig. 23. Junges Pollenkorn in Teilung, mit Kernspindel. Vergr. 400.

Fig. 24. Junges Pollenkorn in Teilung, Ausbildung der Zellplatte. Vergr. 400.

Fig. 25. Junges Pollenkorn, nach Bildung der generativen Zelle. Vergr. 400.

Fig. 26. Die generative Zelle ist in das Innere des Pollenkorns hineingewachsen. Vergr. 400.

Fig. 27. Die generative Zelle von der vegetativen bereits ganz umschlossen. Vergr. 400,

Tafel III.

Fig. 28. In *a* das reife Pollenkorn 400 mal vergrößert. In *b* ein Teil dieses Pollenkorns mit vegetativem Kern und generativer Zelle. Vergr. 1600.

Fig. 29. Die generative Zelle und der vegetative Kern eines Pollenkorns, dessen Keimung auf der Narbe unterblieb. Der vegetative Kern in amitotischer Durchschnürung, der generative Kern im Spindelstadium. Vergr. 1600.

Fig. 30. In *a* Pollenkorn mit Schlauch, von der Narbe. Die generative Zelle noch ungeteilt. In der Nähe des Schlauchendes der vegetative Kern. Vergr. 400. In *b* die obere Hälfte der generativen Zelle aus *a*. Vergr. 1600.

Fig. 31. Die obere Hälfte einer anderen generativen Zelle mit Kern in etwas weiter fortgeschrittener Prophase. Vergr. 1600.

Fig. 32. Generative Zelle mit Kern im Spindelstadium. Die Spindelfasern, wie auch sonst hier auf diesen Stadien von den polwärts gerichteten Chromosomen größtenteils verdeckt. Vergr. 1600.

Fig. 33. Eine andere solche Kernspindel mit deutlich längsgespaltenen Chromosomen. Vergr. 1600.

Fig. 34. Der generative Kern in der Anaphase. Zwischen den Tochterkernanlagen, die noch durch eine Anzahl gestreckter Chromosomen zusammenhängen, die Verbindungsfäden mit der Zellplatte. Vergr. 1600.

Fig. 35. Die einander zugekehrten Enden der generativen Schwesterkerne, bald nach ihrer vollendeten Trennung. Vergr. 1600.

Fig. 36. In *a* das untere Ende eines Pollenschlauches, die beiden generativen Kerne und den vegetativen Kern zeigend. Vergr. 400. In *b* ein Teil desselben Pollenschlauches zwischen den generativen Kernen. Vergr. 1600.

Fig. 37. Unterer Teil eines generativen Kerns. Vergr. 1600.

Fig. 38. Die beiden generativen Kerne eines älteren Pollenschlauches aus den unteren Teilen eines Griffels. Vom oberen Kern nur der untere Teil. Vergr. 1600.

Fig. 39. Unterer Teil eines generativen Kerns aus einem noch älteren Pollenschlauch. Die Chromosomen treten in Längsteilung ein. Vergr. 1600.

Fig. 40. Oberer Teil eines generativen Kerns in einem alten Pollenschlauch, im Absterben begriffen. Vergr. 1600.

Fig. 41. Der zweite Spermakern im Innern des Embryosackes, in der Nähe der Polkerne. Vergr. 1600.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band LXV.

Italie 2

dieses Heftes für Abonnenten . . . 6 Mk. 25 Pfg.,
für den Einzelverkauf 7 Mk. 75 Pfg.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

Fünfundvierzigster Band. Viertes Heft.

Mit 14 Textfiguren.

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1908

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man zu richten an
ofessor Pfeffer in Leipzig (Botanisches Institut), — vom 1. August
20. September nur an Gebrüder Borntraeger in Berlin SW. 11,

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Mai 1908.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen zumeist 4 einen Band bilden. Der Preis des Bandes beträgt für die Abonnenten ungefähr 35 Mk., sofern nicht eine ungewöhnliche Zahl von Tafeln eine Preiserhöhung notwendig macht. Beim Einzelverkauf erhöht sich der Preis um 25 Prozent.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen; jedoch werden bei umfangreicheren Abhandlungen nur 4 Bogen honoriert. Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 25 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

für jedes Exemplar geheftet mit Umschlag für den Druckbogen 13 Pfg.,

für jede schwarze Tafel einfachen Formats 5 Pfg.,
für jede schwarze Doppeltafel 7,5 Pfg.

Bei farbigen Tafeln erhöhen sich obige Preise für jede Farbe um 3 Pfg.

Ein besonderer Titel auf dem Umschlag sowie Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel.

Von

G. Haberlandt.

Mit 2 Textfiguren.

---

1. Seit den bekannten Versuchen und Darlegungen von Ch. Darwin wird gegenwärtig wohl von der Mehrzahl der Pflanzenphysiologen angenommen, daß die Perzeption des geotropischen Reizes seitens der Wurzeln auf ihre Spitze beschränkt ist, so daß die geotropische Reaktion in der direkt nicht reizbaren Streckungszone erst nach erfolgter Reizzuleitung ausgelöst wird. Manche Forscher stehen allerdings dieser Annahme skeptisch gegenüber, obgleich in neuerer Zeit insbesondere die bekannten „Käppchenversuche" Czapeks sehr zugunsten der dominierenden Rolle der Wurzelspitze sprechen. Anderseits wird von gegnerischer Seite mit besonderem Nachdruck auf die gegenteiligen Versuchsergebnisse A. Piccards[1]) hingewiesen. In der Tat scheinen dieselben der Annahme einer räumlichen Trennung der geotropischen Perzeptions- und Reaktionszone direkt zu widersprechen.

Die Versuchsmethode Piccards basiert auf dem Gedanken, die Zentrifugalkraft auf Spitze und Krümmungszone der um eine horizontale Achse rotierenden Wurzel in entgegengesetzter Richtung einwirken zu lassen. Dies wurde in sinnreicher Weise dadurch erreicht, daß die Wurzel schräg zur rotierenden Achse angebracht wurde und ein zwischen der Spitze und der Wachstumsregion gelegener Punkt zentriert war. Piccard gibt nicht ausdrücklich an, in welcher Entfernung von der eigentlichen Wurzelspitze die ideelle Verlängerung der Rotationsachse die Wurzel getroffen hat. Da er aber auf S. 96 die Größe der Fliehkraft für einen Radius von 1 mm berechnet, so betrug die Länge der

1) Neue Versuche über die geotropische Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, S. 94 ff.

Wurzelspitze, bei einer Neigung von 45° gegen die Drehungsachse, etwa 1,4 mm. Da aber eine so genaue Einstellung nicht möglich ist, so kann man die Länge der Wurzelspitze, die in den Piccardschen Versuchen zum „Wurzelkörper" in Antagonismus gebracht wurde, auf ungefähr 1,5 mm veranschlagen[1]). Nach ungefähr einstündiger Rotierung (20—40 Umdrehungen in der Sekunde) kamen die Keimlinge auf den Klinostaten, worauf nach 2—10 Stunden die Krümmung eingetreten war.

Ist die Wurzelspitze das Perzeptionsorgan, so muß sich bei dieser Versuchsanstellung die Wurzel von der Spitze der Rotationsachse wegkrümmen und die Form b in der Piccardschen Fig. II (a. a. O., S. 95) annehmen. Erfolgt dagegen die Perzeption in der Wachstums- resp. Krümmungszone, so muß sich die Wurzel gegen die Spitze der Rotationsachse zukrümmen und demnach die Form c annehmen.

Piccard hat nur mit Keimwurzeln von *Vicia faba* experimentiert und in 24 Fällen 14 mal eine Krümmung im Sinne der Sensibilität der Wachstumszone beobachtet. Bei 12 Wurzeln stellte sich später auch noch eine Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit der Wurzelspitze ein, so daß eine S-förmige Doppelkrümmung zustande kam. Piccard folgert daraus, „daß empfindende Zellen sowohl an der Spitze, als auf der ganzen Länge der Wachstumszone verteilt sind". Obwohl er auf S. 98 bemerkt, daß seine Versuche „über die Größe der Sensibilität in den einzelnen Regionen keine Auskunft" geben können, spricht er eine Seite vorher (97) doch von der „weniger empfindlichen Spitze" der Wurzel und leugnet demnach auch die Reizfortpflanzung in der Längsrichtung.

In prinzipieller Hinsicht ist die Versuchsmethode Piccards jedenfalls erfolgversprechend. Die praktische Ausführung seiner Versuche, sowie die Interpretation der Ergebnisse läßt aber sehr viel zu wünschen übrig. Vor allem ist der von ihm benutzte Apparat mangelhaft konstruiert und entschieden zu leicht gebaut. Die horizontale Achse in Fig. 1 (a. a. O., S. 95), um welche die Röhre *R* mit dem Drahtrahmen, resp. dem auf einer Korkplatte befestigten Versuchsobjekte, gedreht wird, ist nur an einem Ende fixiert.

1) Fitting gibt in seinem Referate (Ergebnisse der Physiologie, 4. Jahrg., I. T., S. 726) eine Länge von „etwa 1 bis 2 mm", Czapek (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, S. 457) eine solche von 1 mm an. Ich muß hier auf diese ungenauen Angaben deshalb hinweisen, weil es, wie wir später sehen werden, für das Versuchsergebnis durchaus nicht gleichgültig ist, ob die Länge der über die Verlängerung der Drehungsachse vorragenden Wurzelspitze 1, 1,5 oder 2 mm beträgt.



Sie steckt hier augenscheinlich in dem vertikalen Brette auf der linken Seite des Apparates. (Über die Art der Befestigung teilt Piccard nichts mit.) Bei der raschen Umdrehung der Röhre (20 – 40 Umdrehungen in der Sekunde) sind Schwingungen und

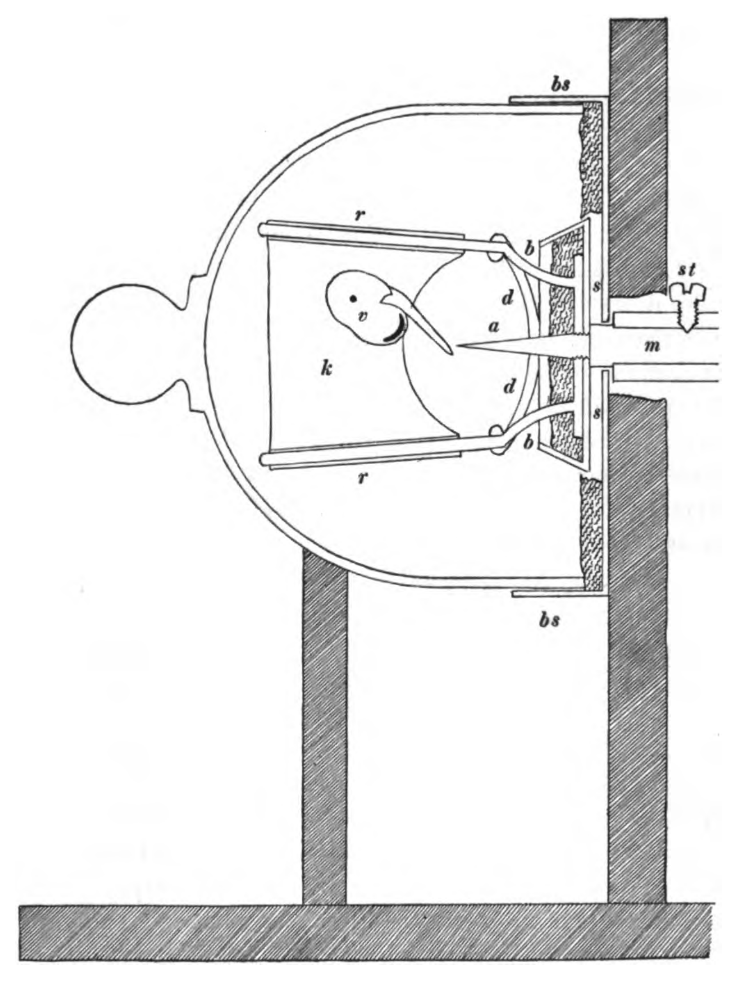


Fig. 1. Erklärung im Text.

Erschütterungen ganz unvermeidlich, zumal der rechteckige leichte Drahtrahmen nur durch seitliche Verlötung mit der rotierenden Röhre in Verbindung steht[1]).

1) Das gleiche Bedenken bezüglich der Konstruktion des Apparates hat Czapek geäußert. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, S. 457.

2. Ich habe den Piccardschen Rotationsversuch im Mai und Juni 1906, sowie im Januar, Februar und Oktober 1907 mit den Keimwurzeln verschiedener Pflanzen, insbesondere jenen von *Vicia faba* wiederholt und dabei einen vom Laboranten des bot. Institutes, H. Gasser angefertigten Apparat benutzt, der sich durch seine sehr solide Konstruktion von dem Piccardschen Apparate vorteilhaft unterscheidet (Fig. 1). Er bildet eine Ergänzung zu dem sehr stark gebauten Rotationsapparate des bot. Institutes, der durch einen Wassermotor in Betrieb gesetzt wird. Die horizontale Stahlachse läuft in zwei Metallagern, die in einem eisernen Spindelstock befestigt sind. Die 20 cm lange Achse ist 2, resp. 3 cm dick und trägt zwischen den beiden Armen des Spindelstockes die eiserne Laufscheibe. An einem Ende ist die Achse bis zum Lager hohl; in diese zylindrische Höhlung wurde eine Messingachse *(m)* genau eingepaßt, mittels einer Stellschraube *(st)* befestigt und während die Stahlachse rotierte, zu einer schlanken konischen Spitze *(a)* abgedreht. Nur auf solche Weise konnte die Spitze der Achse genau zentriert werden. Das Versuchsergebnis beeinträchtigende Schwingungen der Achsenspitze sind bei dieser Konstruktion des Apparates vollkommen ausgeschlossen.

Etwa 3,5 cm hinter der Spitze ist an der Achse eine kreisrunde Schüssel *(ss)* aus starkem Zinkblech festgeschraubt, deren Durchmesser 6,5 cm beträgt. Ihr Boden besteht aus zwei Scheiben, deren innere von geringerem Durchmesser ist; an diese sind zwei nach außen gekrümmte, verzinnte starke Eisendrahtbügel *(bb)* festgelötet, die Träger des starken Drahtrahmens *(rr)*, an dem die Korkplatte *(k)* mit dem Versuchsobjekt befestigt ist. Durch zwei bogige Drahtverspreizungen *(dd)*, die einerseits an die Bügelenden, anderseits an den Rand der Seitenwand der Schüssel gelötet sind, werden Schwingungen des Rahmens während der Drehung unmöglich gemacht oder doch auf ein Minimum reduziert.

Die Herstellung der notwendigen Luftfeuchtigkeit während des Rotierens der Keimpflanzen geschah auf folgende Weise: die rotierende Stahlachse durchsetzt ein vertikales Brett, das mit einem genügend weiten, kreisrunden Loche versehen ist. Sie durchsetzt ferner den gleichfalls durchlöcherten Boden einer an dem Brette befestigten Blechschüssel *(bs)* von 13,5 cm Durchmesser. Der Abstand der rotierenden inneren Schüssel, die den Drahtrahmen trägt, von dem Boden der großen Schüssel beträgt 0,5 cm. Letzterer ist mit einem wasserdurchtränkten Papierfilzringe bedeckt (wellig

schraffiert), der nicht ganz bis an die innere Schüssel reicht. Auch diese ist am Boden mit einer solchen Filzscheibe versehen. In die große Schüssel ist eine entsprechend weite Glasglocke eingepaßt, deren Rand auf den Filzring drückt. Die Glocke ist teilweise mit nassem Fließpapier ausgekleidet. Durch diese Anordnung wird erreicht, daß die Keimpflanze andauernd in einem möglichst feuchten Raume rotiert, was bei Verwendung des Piccardschen Apparates nicht möglich ist. Das relativ große Loch in dem Brette, das von der Achse durchsetzt wird, hat nämlich bei diesem Apparate eine ausgiebige Ventilation der Glasglocke zur Folge, die auf die Wurzeln schädigend einwirken muß.

Die Keimung der Samen erfolgte in mit feuchten Sägespänen gefüllten Töpfen. Hatten die Keimwurzeln eine Länge von 1—3 cm erreicht, so begannen die Experimente. Nur tadellose, gesunde, vollkommen gerade Wurzeln fanden Verwendung. Der betreffende Same *(v)* wurde mit einer starken Stecknadel so auf die Korkplatte gespießt, daß die Längsachse der Wurzel mit der Drehachse einen Winkel von ungefähr 45° einschloß und die Längsachse der Wurzelspitze in der Länge von 1, 1,5 oder 2 mm über die Drehachse vorragte. Die möglichst genaue Einstellung der Wurzel, was die Zentrierung und die Länge der Wurzelspitze betrifft, erfolgte mit Hilfe einer Lupe und eines Millimetermaßstabes. Nach der provisorischen Einstellung wurde Gipsbrei um den Samen gegossen, dann nochmals genau eingestellt und nun der Apparat langsam in Rotation versetzt, bis der Gips vollkommen erhärtet und der Same fixiert war. Nun wurde abermals kontrolliert und dann mit der Rotation begonnen. Die Zahl der Umdrehungen wurde mittels eines Tourenzählers bestimmt. Sie betrug in meinen Versuchen 5—20 pro Sekunde, während Piccard 20—40 Umdrehungen anwendete. Mehr als 20 Touren zu gebrauchen, ist nicht notwendig und auch nicht rätlich, weil dann die Gefahr einer passiven Abbiegung der Wurzel eintritt, infolge welcher die vorragende Spitze verkürzt wird. Es kann sogar dazu kommen, daß während einer so raschen Rotation der Endpunkt der Wurzelspitze in die Drehachse hineinrückt. in welchem Falle das Versuchsergebnis natürlich zu ganz falschen Schlüssen führen kann. Ob Piccard diese Fehlerquelle genügend berücksichtigt hat, ist seinen kurzen Angaben nicht zu entnehmen. Längere Wurzeln habe ich deshalb stets durch eine in die Korkplatte gesteckte Nadel, welche den Wurzelkörper seitlich berührte, etwa 1 cm hinter der Spitze gestützt. Während

der Rotation waren die Versuchsobjekte verdunkelt. Nach der meist $^1/_2$—1-stündigen Rotation gelangten die von der Gipshülle vorsichtig befreiten Keimlinge auf einen Pfefferschen Klinostaten, wo sie in einer mit nassem Papier ausgekleideten und verdunkelten Glasglocke langsam um die horizontale Achse rotierten. Die Reizkrümmung war meist schon nach 1—2 Stunden deutlich wahrnehmbar, nach 3—5 Stunden war sie meist schon stark ausgeprägt. Wenn Piccard „die Reaktion in Form eines Knies" nach 2 bis 10 Stunden eintreten sah, so muß nach dem, was wir über die geotropische Reaktionszeit der Keimwurzeln wissen, bezweifelt werden, ob Krümmungen, die erst nach 10 Stunden eintreten, überhaupt noch als durch die Schwerkraft, resp. Fliehkraft ausgelöste Reizkrümmungen zu betrachten sind.

In methodischer Hinsicht ist noch auf einen Punkt aufmerksam zu machen. Da die Wurzel während der Rotation geradlinig weiterwächst, so verlängert sich die über die Rotationsachse vorragende Spitze, die durch die Streckung der Wachstumszone vorgeschoben wird, während der auf der anderen Seite der Achse gelegene Teil der Wachstumszone verkürzt wird. Während der Rotation nimmt also die Größe der Fliehkraft für die Wurzelspitze etwas zu, für die Wachstumszone etwas ab. Praktisch hat aber dieser Umstand keine Bedeutung, wenn nicht länger als eine halbe Stunde lang rotiert wird. Nach Beobachtungen, die ich mit Hilfe des Horizontalmikroskopes über die Wachstumsschnelligkeit der Keimwurzeln von *Vicia faba* in feuchter Luft angestellt habe, beträgt der Längenzuwachs pro Stunde bei einer Temperatur von 18—20° C. nicht mehr als 0,35—0,45 mm. In einer halben Stunde rückt also die Wurzelspitze um etwa 0,2 mm vor, das ist aber ein Betrag, der in den Bereich der Beobachtungsfehler bei der Einstellung der Wurzel zu Beginn des Versuches fällt. Dauert dagegen die Rotation eine Stunde lang, so kommt jene Verschiebung des Wurzelpunktes, durch den die verlängert gedachte Drehachse hindurchgeht, allerdings in Betracht. Allein der Antagonismus zwischen „Wurzelspitze" und „Wachstumszone", um den es sich bei diesen Versuchen handelt, wird dadurch nicht alteriert. Übrigens habe ich mehrere Male bei einstündiger Rotationsdauer die Wurzeln nach Ablauf einer halben Stunde neu eingestellt, d. h. ein klein wenig zurückgeschoben und dann weiter rotieren lassen. Da aber das Versuchsergebnis kein anderes war, als wenn diese Prozedur unterlassen wurde, so brachte ich sie nicht weiter zur Anwendung.

Sehr häufig kommt es vor, daß die Wurzeln schon während der Rotation seitliche Nutationen ausführen und so die zentrische Einstellung gänzlich einbüßen. Solche Versuche sind dann natürlich als mißlungen zu betrachten.

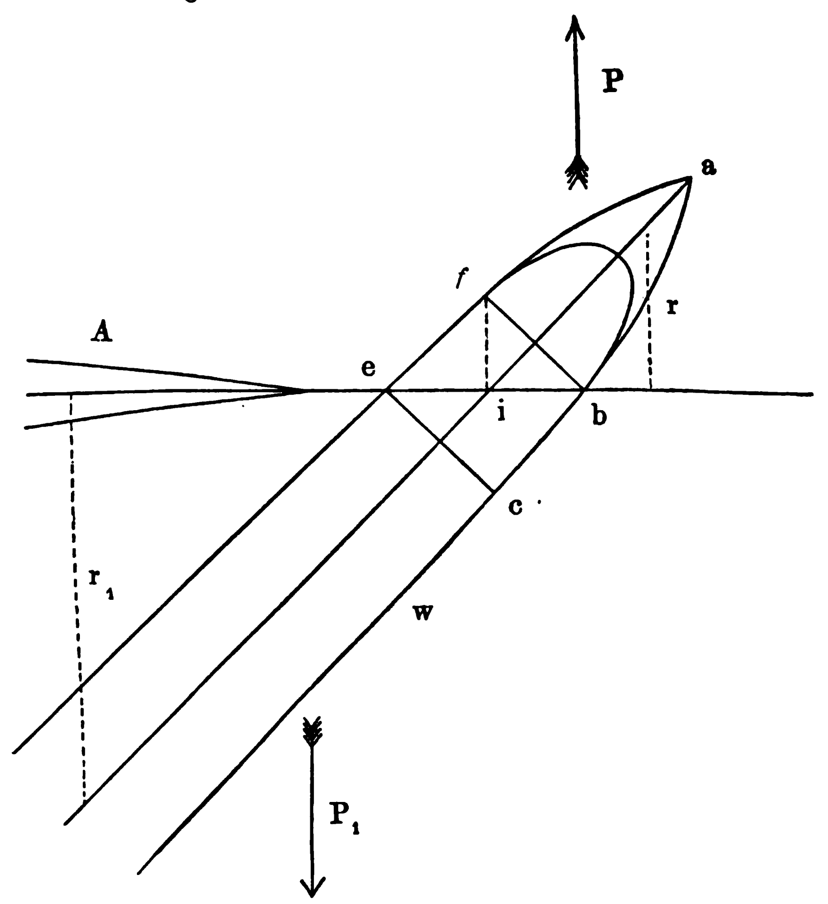


Fig. 2. Erklärung im Text.

3. Bevor ich zur Mitteilung meiner Versuchsergebnisse übergehe, soll die Art und Weise näher erörtert werden, wie die Wurzel beim Piccardschen Rotationsversuch gereizt wird.

An der schräg (45°) zur Rotationsachse *A* geneigten Wurzel *W* (Fig. 2) lassen sich in bezug auf die Richtung, in der die Fliehkraft wirkt, drei Längszonen unterscheiden. In der Spitzenzone *a b f* wirkt sie ausschließlich in der Richtung des Pfeiles *P*, wobei die Intensität des Reizes gegen die Drehachse zu natürlich abnimmt;

in Punkt *b* ist die Fliehkraft = 0, im gegenüberliegenden Punkt *f* desselben Querschnittes ist ihre Größe proportional dem Rotationsradius *f i*. In ein und demselben beliebigen Querschnitt dieser, wie auch der folgenden zwei Zonen kommen also verschieden große Fliehkräfte zur Geltung. In der nächsten Zone *b f*—*c e* kommt es zu einer antagonistischen Wirkung der Fliehkraft in *b f e* einerseits und *b c e* anderseits, wobei man annehmen könnte, daß sich die eventuellen Reizungen in ihrer Wirkung aufheben, wenn nicht der Punkt *f* jünger wäre, als der Punkt *c*. Mit Rücksicht auf die Kürze dieser Zone und die sehr geringen Fliehkräfte, die in ihr wirksam sind, wird man aber diese Ungleichheit vernachlässigen und die ganze Zone außer Betracht lassen dürfen. In der dritten Zone, in der sich auch die eigentliche Streckungszone befindet, wirkt die Fliehkraft in der Richtung des Pfeiles P_1, und zwar um so stärker, je größer die Entfernung des betreffenden Punktes von der Rotationsachse ist. Die Fliehkraft nimmt also gegen die Zone schnellsten Wachstums und darüber hinaus allmählich zu.

Es ist nun für die Beurteilung der Versuchsergebnisse höchst wichtig zu wissen, wie sich die Größen der antagonistisch wirkenden Fliehkräfte in der Wurzelspitze und der Streckungszone zueinander verhalten. Wir wollen der Berechnung die Dimensionsverhältnisse der Keimwurzel von *Vicia faba* zugrunde legen, mit der Piccard ausschließlich und ich vorwiegend experimentierten. Die Gesamtlänge der wachsenden Region beträgt, wie schon Sachs festgestellt hat, 8—10 mm. Die Zone schnellsten Wachstums, in der die geotropische Krümmung am stärksten ausgeprägt ist, entspricht ungefähr der 5. Millimeterzone hinter der Spitze der Wurzelhaube[1]). Wenn man also, wie dies Piccard getan hat, die Längsachse der Wurzel mit der Drehungsachse einen Winkel von 45° einschließen läßt und die Wurzelspitze soweit über die Drehungsachse vorragen läßt, daß der Rotationsradius 1 mm beträgt, so ist die Spitze etwa 1,4 mm lang (vgl. oben), das wachsende Stück des Wurzelkörpers besitzt dagegen eine Länge von 6,5—8,5 mm. In der Wurzelspitze können im günstigsten Falle noch jene Zellen der Wurzelhaube als perzeptionsfähig angenommen werden, deren Stärkekörner eben noch umlagerungsfähig sind; dieselben befinden sich ungefähr in der Mitte der ca. 0,6 mm langen Wurzelhaube. Es sind also von der 1,4 mm langen Spitze noch 0,3 mm abzuziehen. Der Länge von 1,1 mm (d. i. die Hypotenuse des rechtwinkligen

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. Aufl., Bd. II, S. 9.

Dreieckes) entspricht ein Rotationsradius von fast 0,8 mm (r). Wer als Gegner der Statolithentheorie Bedenken trägt, die Perzeptionsfähigkeit der Haubenzellen zuzugestehen, der wird die unmittelbar unter der Wurzelhaube gelegenen Zellen des Transversalmeristems als die zu oberst gelegenen Perzeptionszellen auffassen; der Rotationsradius berechnet sich für sie auf 0,57 mm. Berechnet man anderseits den Rotationsradius (r_1) für die Mitte jener Millimeterzone, die das schnellste Wachstum zeigt, d. i. also für jene Zellen, die ca. 4,5 mm weit von der Wurzelspitze und noch 3,1 mm von der Rotationsachse entfernt sind, so erhält man den Wert von 2,2 mm. Beim Piccardschen Rotationsversuch wird also, ganz allgemein ausgedrückt, die Streckungszone von der Fliehkraft weit stärker gereizt als die Wurzelspitze, weil die erstere mit einem Rotationsradius von ca. 2,2 mm, die letztere mit einem solchen von nur ca. 0,6 resp. 0,8 mm gedreht wird. Die Fliehkraft, welche die Streckungszone reizt, ist ungefähr 3,9 mal resp. 2,8 mal so groß als die, welche die Wurzelspitze reizt. Dieser wichtige Umstand ist sowohl von Piccard, wie auch von jenen Autoren, welche seine Versuche besprochen haben, unberücksichtigt geblieben[1]). Da von vornherein nicht ausgeschlossen erscheint, daß außer der stärker empfindlichen Wurzelspitze auch die Streckungszone in wenn auch schwächerem Maße empfindlich ist, so könnte die weitaus stärkere Reizung der letzteren für den Sinn der Krümmung ausschlaggebend sein und so den Anschein erwecken, als sei die Wurzelspitze weniger oder gar nicht empfindlich.

Noch in einem anderen Punkte besteht beim Piccardschen Rotationsversuch ein Unterschied in bezug auf die Reizung der Wurzelspitze und der Wachstumszone. Für jene beträgt die Ablenkung von der Richtung, in der die Fliehkraft wirkt, 45°, für diese 135°, wenn die Wurzelachse mit der Rotationsachse einen Winkel von 45° bildet. Bekanntlich hat Czapek nachzuweisen versucht, daß die maximale geotropische Reizung parallelotroper Organe bei einem Neigungswinkel von 135° stattfindet. Trotz des Widerspruches von Fitting u. a., die die Horizontalstellung als die optimale Reizlage betrachten und die Ablenkungen von 45° und 135° in bezug auf die Reizintensität für gleichwertig ansehen,

1) Es ist also unzutreffend, wenn Fitting (a. a. O., S. 727) die Wurzeln beim Piccardschen Rotationsversuch mit den Keimblättern (Keimblattscheiden) von Gräsern vergleicht, „wenn die Spitze und der übrige Teil von entgegengesetzten Seiten gleich intensiv einseitig beleuchtet werden“.

hält Czapek in einer neueren Arbeit[1]) an der Annahme fest, daß eine Ablenkung von 135° in bezug auf die geotropische Nachkrümmung der Ablenkung von nur 45° überlegen sei; insbesondere soll dies für Wurzeln gelten. Er stützt sich dabei u. a. auch auf die Untersuchungen Newcombes[2]), der bei den Keimwurzeln von *Vicia faba* und *Lupinus albus* gleichfalls die Überlegenheit des Ablenkungswinkels von 135°, wenn auch in geringerem Maße als Czapek, feststellen konnte. Wenn dies richtig ist, worüber ich mir einstweilen noch kein Urteil erlaube, so ist auch aus diesem Grunde beim Piccardschen Rotationsversuch die Wurzelspitze im Nachteil gegenüber der Wachstumszone.

Alles in allem geht aus den vorstehenden Darlegungen hervor, daß sich beim Piccardschen Rotationsversuch die Wurzel in bezug auf die Reizung ihrer einzelnen Teile unter höchst unnatürlichen Verhältnissen befindet. Es wäre nicht zu verwundern, wenn infolgedessen die geotropische Reizstimmung ihrer einzelnen Teile einen Wechsel erfahren würde, wenn die normale Reizstimmung gewissermaßen in Verwirrung geriete, und analoge Erscheinungen auftreten würden, wie die, welche beim tierischen Organismus den „Drehschwindel" charakterisieren. Wenn der Schwindel nach Ebbinghaus[3]) auf einem Widerstreit von Lageempfindungen beruht, auf einem „Durcheinander und Gegeneinander der Empfindungen", dann sind die Voraussetzungen dazu für die Wurzel beim Piccardschen Rotationsversuch vollauf gegeben. Jedenfalls hat man bei der Deutung der Versuchsergebnisse mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die normale Konstellation der Reizstimmungen, der normale Ablauf der Reizkette mehr oder minder tiefgreifende Störungen erfahren haben.

4. Unter solchen Umständen kann es nicht überraschen, wenn zahlreiche Wurzeln beim Piccardschen Rotationsversuche eine bestimmte Antwort verweigern und auf den Klinostaten gebracht sich entweder gar nicht krümmen, oder was häufiger der Fall ist, unregelmäßige „Nutationen" ausführen, die aber nichts anderes als anormale Reizkrümmungen sein dürften. Allerdings ist nicht zu vergessen, daß auch eine mangelhafte Einstellung, eine nicht ganz genaue Zentrierung der Wurzel zu scheinbaren Nuta-

1) Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906.

2) Annals of Botany, Vol. XIX, 1905. p. 318.

3) Grundzüge der Psychologie, Bd. I, S. 384.

tionen führen muß. In die nachfolgenden Tabellen sind nur jene Keimwurzeln aufgenommen worden, die in ganz bestimmter, unzweideutiger Weise reagiert haben.

Hinsichtlich der Einrichtung der Tabellen ist nur weniges zu bemerken. Wie schon oben erwähnt, betrug die Tourenzahl 5—20, was im Hinblick auf die für die verschiedenen Stellen der Wurzel verschiedene Länge des Rotationsradius einer Fliehkraftgröße von 0—6 g entspricht. Bei 5 Umdrehungen pro Sekunde beträgt z. B. für einen Wurzelpunkt, der mit dem Radius von 0,5 mm rotiert, die Fliehkraft 0,05 g, bei dem Radius von 3 mm 0,3 g. Bei 20 Umdrehungen ist die Fliehkraft, wenn der Radius 0,5 beträgt, gleich 0,8 g, wenn er 3 mm beträgt, 4,8 g usw.[1]). — Unter der „Wurzelspitze" ist stets jener Teil der Wurzel zu verstehen, der über die Rotationsachse vorragt, während der auf der entgegengesetzten Seite der Achse befindliche Teil als „Wurzelkörper" bezeichnet wird. Der näherliegende Ausdruck „Wachstumszone" wurde deshalb vermieden, weil, wenn die „Wurzelspitze" 2 mm lang ist, die Wachstumszone teilweise schon in ihren Bereich fällt. Wenn sich die Wurzelspitze am Klinostaten von der Rotationsachse des Piccardschen Apparates wegkrümmte, so erfolgte die Reizkrümmung im Sinne der Empfindlichkeit der Wurzelspitze; wenn sie sich der Achse zukrümmte, so erfolgte die Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit des Wurzelkörpers. In den beiden vorletzten Kolumnen wird dies durch die Zeichen + und — ausgedrückt. In der letzten Kolumne ist die Intensität der Nachkrümmung angegeben. Sie wird als „schwach" bezeichnet, wenn der Nachwirkungswinkel nicht mehr als etwa 10° betrug, als „mäßig" bei einem Nachwirkungswinkel bis zu 30°, als „stark", wenn dieser Winkel größer war als 30°; er betrug in diesen Fällen meist mehr als 40°.

1) Der Übersichtlichkeit halber habe ich die für die hauptsächlich in Betracht kommenden Rotationsradien und Tourenzahlen berechneten Fliehkraftgrößen, ausgedrückt in g, tabellarisch zusammengestellt:

Tourenzahl pro Sek.	Rotationsradius in mm							
	0,5	1	1,5	2	2,5	3	3,5	4
5	0,05	0,1	0,15	0,2	0,25	0,3	0,35	0,4
10	0,2	0,4	0,6	0,8	1,0	1,2	1,4	1,6
18	0,65	1,3	2,0	2,6	3,3	4,0	4,7	5,2
20	0,8	1,6	2,4	3,2	4,0	4,8	5,6	6,4

Tabelle I. *Vicia faba.*

Nr.	Länge der Wurzel in mm	Tourenzahl pro Sek.	Rotationsdauer in Min.	Länge der Wurzelspitze in mm	Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit d. Wurzelspitze	Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit d. Wurzelkörpers	Intensität der Krümmung (nach Std.)
1	20	5	30	1	—	+	stark (5)
2	20	5	45	1	—	+	„ (5)
3	23	5	60	1	—	+	„ (4)
4	15	6	60	1	—	+	„ (4)
5	18	6	60	1	+	—	„ (4)
6	30	10	60	1	—	+	„ (3)
7	30	12	60	1	—	+	„ (5)
8	25	12	60	1	—	+	schwach (4)
9	15	18	30	1	—	+	mäßig (3)
10	13	18	30	1	—	+	„ (3)
11	15	18	30	1	—	+	stark (5)
12	15	18	30	1	+	—	schwach (4)
13	15	18	30	1	+	—	mäßig (4)
14	20	20	15	1	—	+	schwach (4)
15	10	20	20	1	—	+	stark (5)
16	12	20	30	1	—	+	„ (4)
17	25	18	20	1	—	+	„ (5)
18	30	10	60	1,5	+	—	„ (3)
19	30	10	60	1,5	+	—	„ (3)
20	30	12	60	1,5	+	—	mäßig (3)
21	15	12	60	1,5	+	—	„ (4)
22	28	18	30	1,5	—	+	„ (5)
23	25	18	60	1,5	+	—	stark (3)
24	35	10	60	2	+	—	„ (3)
25	16	10	60	2	+	—	„ (4)
26	30	10	60	2	+	—	„ (3)
27	38	10	60	2	+	—	„ (4)
28	30	10	60	2	+	—	„ (3)
29	15	18	30	2	+	—	„ (3)
30	13	18	30	2	+	—	„ (3)
31	15	20	30	2	+	—	„ (3)

5. Die Betrachtung der Tabelle I, die sich auf *Vicia faba* bezieht, lehrt sofort, daß für das Versuchsergebnis die Länge der über die Rotationsachse vorragenden Wurzelspitze von entscheidender Bedeutung ist: 1) Beträgt die Länge der Wurzelspitze nur 1 mm, so erfolgt die Krümmung der Achse zu, d. i. im Sinne der Empfindlichkeit des Wurzelkörpers. Unter

Tabelle II. *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus*.

Nr.	Länge der Wurzel in mm	Tourenzahl pro Sek.	Rotationsdauer in Min.	Länge der Wurzelspitze in mm	Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit d. Wurzelspitze	Krümmung im Sinne der Empfindlichkeit d. Wurzelkörpers	Intensität der Krümmung (nach Std.)
				Lupinus albus:			
1	12	18	30	1	—	+	schwach (3)
2	20	18	30	1	+	—	" (3)
3	20	18	30	1	—	+	stark (3)
4	12	18	30	1	—	+	mäßig (3)
5	10	20	30	1	—	+	" (3)
6	15	5	45	1,5	+	—	stark (3)
7	18	18	30	2	+	—	" (5)
8	15	20	30	2	+	—	" (3)
9	15	20	30	2	+	—	" (4)
10	10	20	30	2	+	—	mäßig (4)
				Phaseolus multiflorus:			
1	28	17	30	1	—	+	stark (5)
2	22	18	30	1	—	+	" (4)
3	18	20	30	1	—	+	" (4)
4	30	17	30	2	+	—	mäßig (5)
5	20	17	30	2	+	—	stark (3)
6	30	17	30	2	+	—	mäßig (3)

17 Keimwurzeln reagierten 14 in dieser Weise; nur 3 bildeten eine Ausnahme, indem sie sich im Sinne der Empfindlichkeit der Wurzelspitze krümmten. Worauf dieses abweichende Verhalten beruhte, muß dahingestellt bleiben. 2) **Beträgt dagegen die Länge der Wurzelspitze 1,5 oder 2 mm, so erfolgt die Krümmung von der Achse weg, d. i. im Sinne der Empfindlichkeit der Wurzelspitze.** Unter 14 Keimwurzeln reagierten alle mit einer einzigen Ausnahme in dieser Weise. Da Piccard bei seinen Versuchen die Wurzelspitze knapp 1,5 mm über die Rotationsachse vorstehen ließ (vergl. oben) und zunächst eine Krümmung gegen die Achse zu beobachtet hat, so stehen seine Versuchsergebnisse mit den meinen in Widerspruch. Vielleicht beruht derselbe nur darauf, daß Piccard im allgemeinen die Wurzeln rascher rotieren ließ, oder darauf, daß er eine andere Kulturvarietät benutzte. Hätte Piccard die Wurzelspitze nur um 1 mm vorstehen lassen (möglicherweise ist das bei seinen Versuchen zuweilen der Fall gewesen), so

würden meine Versuchsresultate die seinen bestätigt haben; natürlich nur insoweit, als es sich um die bloßen Beobachtungstatsachen handelt. Die nachträgliche S-förmige Krümmung, von der Piccard spricht, habe ich allerdings nie beobachtet.

6. Ich gehe nun zur Interpretation der oben formulierten Versuchsergebnisse über. Zunächst geht aus dem zweiten Satze bestimmt hervor, daß die 1,5—2 mm lange Wurzelspitze für den Fliehkraft- resp. Schwerkraftreiz hochgradig empfindlich und imstande ist, die entsprechende Reizkrümmung in der Wachstumszone auch dann einzuleiten, wenn auf diese eine weit größere Fliehkraft im entgegengesetzten Sinne einwirkt. Damit ist auch die Reizleitung aus der Wurzelspitze in die Wachstumszone definitiv erwiesen.

Stellt man nun diesem Ergebnisse die Tatsache gegenüber, die durch den ersten Satz ausgedrückt wird, so ergeben sich in bezug auf die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Wurzel folgende zwei Möglichkeiten:

1) Die Sensibilität ist strenge auf eine kurze Längszone der Wurzel beschränkt, die etwa 1 mm hinter der Spitze beginnt und eine Länge von ca. 0,5 mm besitzt. Ihre Lage auf der einen oder anderen Seite der Rotationsachse entscheidet dann, ob sich die Streckungszone von der Achse weg oder ihr zukrümmt.

2) Die Sensibilität ist in der Wurzelspitze am größten. Doch auch die Wachstumszone besitzt eine, wenn auch geringere geotropische Empfindlichkeit. So kommt es, daß wenn die stärker empfindliche Wurzelspitze nur 1 mm weit über die Drehachse vorragt, die weniger empfindliche Wachstumszone, weil sie von der Fliehkraft weit stärker gereizt wird, für den Sinn der Krümmung ausschlaggebend ist.

7. Die sub 1) angeführte Möglichkeit ist schon von vornherein sehr unwahrscheinlich. Es wäre doch sehr sonderbar, wenn die Empfindlichkeit der Wurzelspitze erst 1 mm hinter dem Ende der Haube, und da diese ca. 0,6 mm lang ist, etwa 0,4 mm hinter dem Scheitel des Wurzelkörpers im Urmeristem beginnen und schon in einer Entfernung von 0,5 mm von dieser Stelle gänzlich erlöschen würde. Außerdem sprechen auch die Ergebnisse von Rotationsversuchen mit dekapitierten Keimwurzeln entschieden gegen eine solche Annahme.

Derartige Versuche sind schon vor mehr als zwei Dezennien von Wiesner[1]) und Brunchorst[2]) angestellt, seither aber meines Wissens nicht wiederholt worden. Die beiden genannten Forscher sind aber dabei zu teilweise entgegengesetzten Resultaten gelangt.

Wiesner hat Keimwurzeln von *Zea Mais*, *Pisum sativum*, *Phaseolus multiflorus* und *Vicia faba* dekapitiert, wobei die Länge des abgeschnittenen Wurzelstückes 1—2 mm betrug, und in Gefäßen, deren Luft möglichst feucht erhalten wurde, um eine vertikale Achse rasch rotieren lassen. Die Fliehkraft war = 20 g resp. 41 g, die Dauer der Rotation betrug sechs Stunden. **Alle noch stark** wachsenden Wurzeln krümmten sich mehr oder minder stark nach auswärts, erwiesen sich also als geotropisch; die Krümmung erfolgte stets in den Zonen stärksten Wachstums. Der Einwand, daß es sich um eine rein passive Auswärtskrümmung handeln könnte, hat Wiesner durch den Nachweis widerlegt, daß in luftdicht geschlossenen, mit Kohlensäure gefüllten Gefäßen die Krümmung bei gleichen Fliehkraftgrößen unterbleibt[3]).

Brunchorst experimentierte mit den Keimwurzeln von *Phaseolus* (spec.?) und ließ dieselben teils um die vertikale, teils um die horizontale Achse rotieren. Die Größe der Fliehkraft betrug 25 g und darüber. Beim ersten Versuch befanden sich die dekapitierten Wurzeln in feuchter Luft; sie wuchsen wie bei Wiesners Versuchen nach auswärts, doch hält Brunchorst diese Krümmung für einen passiven Vorgang, wie ihn z. B. auch ein konischer Wachsstab zeigen würde. Die Unrichtigkeit dieser Annahme hat aber schon Wiesner dargetan. Bei den anderen Versuchen wurden die Wurzeln in „ziemlich festgedrückte Sägespäne" eingebettet. Nun unterblieb die Auswärtskrümmung der dekapitierten Wurzeln, während die intakten sich fast rechtwinklig nach außen krümmten.

1) Untersuchungen über die Wachstumsbewegungen der Wurzeln. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. LXXXIX, I. Abt., 1884.

2) Die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln, I. Geotropismus. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., 1884.

3) Wiesner folgerte aus diesen Versuchsergebnissen nicht nur die geotropische Reaktionsfähigkeit der Wachstumszone, er glaubte damit auch „die von Darwin aufgestellte Reizhypothese, derzufolge die Wachstumsbewegungen von der als reizbar angenommenen Wurzelspitze ausgehen sollen", widerlegt zu haben. Diese weitergehende Folgerung war allerdings schon damals unberechtigt. Wiesner hat sie später auch aufgegeben und steht gegenwärtig auf dem Standpunkt Darwins. Vgl. Wiesner, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 5. Aufl., 1906, S. 356 u. 357.

Brunchorst übersieht dabei, daß bei dieser Versuchsanstellung die Krümmung der dekapitierten Wurzeln höchst wahrscheinlich nur deshalb unterblieben ist, weil ihre Krümmungsenergie infolge des Wundshocks nicht groß genug war, um den Widerstand der infolge der Fliehkraftwirkung noch mehr zusammengepreßten Sägespäne zu überwinden. Überdies ist die abgestumpfte Wurzelspitze viel weniger geeignet, die Holzspäne beiseite zu schieben, als die intakte.

Bei der Wiederholung dieser Versuche ließ ich die Keimwurzeln von *Vicia faba* und *Lupinus albus* um eine vertikale Achse 5 resp. 6 Stunden lang rotieren. Die angewandten Fliehkraftgrößen betrugen 12, 20 und 42 g. Die Seitenwände des Glasgefäßes waren mit nassem Fließpapier ausgekleidet, am Boden befand sich eine durchnäßte Pappscheibe mit einem nassen Schwamm. Als Deckel war auf die Schale eine Glasplatte festgeschraubt. Die vertikal abwärts gekehrten Wurzeln waren demnach von hinreichend feuchter Luft umgeben. Jeder Keimling wurde mit 2 starken, durch die Kotylen gesteckte Nadeln auf Korkstücken befestigt, die dem Boden der Schale aufgekittet waren. Die Temperatur betrug 18—21° C. Während des Versuchs waren die Wurzeln verdunkelt.

Die erzielten Ergebnisse sind in nachstehenden Tabellen verzeichnet (S. 591).

Im ganzen bestätigen also meine Beobachtungen die Angaben Wiesners. Auch ich habe gefunden, daß um 1,5—2 mm dekapitierte Keimwurzeln beim Knightschen Rotationsversuch (F = 12—42 g) ausgiebige Krümmungen ausführen. Es wurden Ablenkungswinkel bis zu 60° beobachtet. Eine kleine Anzahl von Wurzeln blieb vollkommen gerade, was ein weiterer Beweis dafür ist, daß die Auswärtskrümmung keine passive Lastkrümmung vorstellt. Denn wäre dies der Fall, so müßten alle Wurzeln ausnahmslos die Krümmung zeigen, da die Festigkeitsverhältnisse bei allen annähernd dieselben sind.

Anderseits war aber mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die beobachtete Krümmung der Wurzeln eine „vitale Lastkrümmung“ im Sinne Wiesners[1]) ist. Um dies zu entscheiden wurde folgender

---

1) Studien über den Einfluß der Schwerkraft auf die Richtung der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. CXI, 1902. — Mit dem Ausdruck „vitale Lastkrümmung“ bezeichnet Wiesner (a. a. O., S. 799) zwei verschiedene Vorgänge. Er gebraucht diesen Ausdruck erstens, wenn die infolge der Last eingetretene Krümmung eines Organs durch Wachstum fixiert wird, und zweitens, wenn der passiven Krümmung durch die Last eine aktive folgt, die nach Wiesner auf Epinastie beruht (Blüten-

Tabelle III. *Vicia faba.*

Nr.	Länge der Wurzel in mm	Länge des abgeschnittenen Stückes in mm	Größe der Fliehkraft in g	Dauer der Rotation in Std.	Auswärts-krümmung in Winkelgraden
		A. Dekapitierte Wurzeln:			
1	20	1,5	12	6	40
2	30	1,5	12	6	keine Krümmung
3	18	1,5	12	6	30
4	20	1,5	12	6	60
5	22	1,5	12	6	keine Krümmung
6	18	1,5	20	5	60
7	14	1,5	20	5	40
8	20	1,5	20	5	55
9	12	1,5	20	5	30
10	25	1,5	20	5	keine Krümmung
11	23	1,5	20	5	20
12	25	1,5	20	5	keine Krümmung
13	22	1,5	20	5	15
14	25	1,5	20	5	keine Krümmung
15	25	1,5	20	5	" "
16	23	1,5	20	5	20
17	22	1,5	20	5	15
18	27	2,0	42	6	40
19	12	2	42	6	40
20	15	2	42	6	45
21	20	2	42	6	15
22	30	2	42	6	20
		B. Intakte Wurzeln:			
23	12	1,5	20	5	90
24	16	1,5	20	5	70
25	18	1,5	20	5	60
26	20	1,5	20	5	50
27	15	1,5	20	5	80

Tabelle IV. *Lupinus albus.*

Nr.	Länge des Hypokotyls u. Wurzel in mm	Länge des abgeschnittenen Stückes in mm	Größe der Fliehkraft in g	Dauer der Rotation in Std.	Auswärts-krümmung in Winkelgraden
1	30	1,5	12	6	15
2	32	1,5	12	6	15
3	34	1,5	12	6	keine Krümmung
4	20	1,5	42	6	25
5	26	1,5	42	6	20
6	25	1,5	42	6	keine Krümmung

Versuch ausgeführt: Keimlinge von *Vicia faba* wurden mit vertikal abwärts gerichteten, um 1,5 mm dekapitierten Wurzeln an eine vertikale Korkplatte gespießt. Die Endschlinge eines dünnen Zwirnfadens wurde um das Wurzelende gelegt, der Faden in schwach schräger Richtung (um das Abgleiten der Schlinge von der schleimigen Wurzeloberfläche hintanzuhalten) über ein leicht bewegliches Röllchen geführt und an seinem herabhängenden Ende belastet. So wurde die Zugwirkung der Fliehkraft durch den Zug eines entsprechend großen Gewichtes ersetzt. Dasselbe betrug 0,22 g, 0,44 g und 0,88 g, d. i. das 10fache, 20fache und 40fache des Gewichtes des ca. 10 mm langen wachsenden Wurzelstückes, das durchschnittlich 0,022 g schwer ist. Die Fadenschlinge wurde ca. 1,5 mm über der Wundfläche angelegt, so daß die von der Last ausgeübte Zugwirkung jedenfalls größer war als jene, die eine Fliehkraft von 10 g, 20 g und 40 g auf die Wachstumszone ausübt[1]). Die Keimlinge befanden sich in feuchter Luft und waren verdunkelt.

Nach 6 Stunden waren die mit 0,22 g und 0,44 g belasteten 1,5—2 cm langen Wurzeln noch vollkommen gerade. Es war weder eine vitale Lastkrümmung noch eine thigmotropische Krümmung nach entgegengesetzter Seite eingetreten. Doch dürfen die zu den Versuchen benutzten Wurzeln nicht zu lang sein; bei einer Länge von 2,5—3 cm wird die Wurzel durch die seitliche Belastung gewöhnlich in flachem Bogen gekrümmt, wobei die Zone stärkster Krümmung 15—20 mm hinter der Spitze gelegen ist. Die Form des Krümmungsbogens ist also eine ganz andere, als bei den Rotationsversuchen, wo die Krümmung weit stärker ist und die Zone stärkster Krümmung 5—6 mm, im Maximum zuweilen 8 mm hinter

knospen von *Papaver Rhoeas*). — Diese letztere gehört zweifellos zu den tropistischen Reizkrümmungen, wobei als auslösende Reizursache die longitudinalen Zug- und Druckspannungen auf der physikalischen Ober- und Unterseite des Organes fungieren. Daß der positive Geotropismus nicht etwa eine derartige vitale Lastkrümmung vorstellt, geht schon daraus hervor, daß die geotropische Abwärtskrümmung auch dann eintritt, wenn die horizontale Wurzel einem festen Substrat aufliegt, wenn also longitudinale Zug- und Druckspannungen gar nicht zustande kommen. Es wäre ganz überflüssig, auf derlei schon längst erledigte Dinge zurückzukommen, wenn nicht immer wieder Versuche auftauchen würden (vgl. z. B. die Arbeit von P. Georgevitch, Beihefte zum bot. Zentralblatt, Bd. XXII, 1907), den positiven Geotropismus auf solche durch das Eigengewicht der Wurzel hervorgerufene Spannungen zurückzuführen.

1) Um gleich große Zugwirkungen zu erzielen, müßte man als Angriffspunkt der Last den Schwerpunkt des in Betracht kommenden Wurzelstückes wählen, eine Forderung, die praktisch begreiflicherweise nicht durchführbar ist.

der Spitze liegt. — Die mit 0,88 g belasteten Wurzeln zeigten dagegen stets die vitale Lastkrümmung, wobei wieder der flache Krümmungsbogen auffiel; auch betrug die Ablenkung nach sechs Stunden nie mehr als 25—30°.

Wenn also bei den Rotationsversuchen mit dekapitierten Wurzeln im Bereiche der Wachstumszone scharf ausgesprochene Auswärtskrümmungen auftreten, so sind das sicher keine vitalen Lastkrümmungen, sondern ausschließlich „geotropische“ Krümmungen; vorausgesetzt, daß die Größe der Fliehkraft etwa 20 g nicht überschreitet. Bei ca. 40 g dagegen ist die Auswärtskrümmung zum Teil eine vitale Lastkrümmung, zum Teil ist sie geotropischer Natur.

Bemerkenswert ist noch, daß bei den meisten dekapitierten Wurzeln, die ich rotieren ließ, die Stelle stärkster Krümmung um 1—2 mm nach rückwärts verschoben war[1]). Es hängt dies zum Teil damit zusammen, daß nach meinen Beobachtungen an Keimwurzeln von *Vicia faba* die Zone schnellsten Wachstums infolge der Dekapitation eine Verschiebung um etwa 1 mm nach rückwärts erfährt[2]). Die Wurzeln wurden von der Spitze an von Millimeter zu Millimeter mit Tuschmarken versehen, in feuchter Luft in die geotropische Gleichgewichtslage gebracht, verdunkelt und nach sechs Stunden gemessen.

Nachstehend ein Beispiel: die beiden Wurzeln waren zu Beginn des Versuches gleich lang (1,5 cm); eine davon wurde in einer Entfernung von 1,5 mm von der Spitze dekapitiert; Temperatur 18—19° C.

Millimeter-Zonen:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
intakte Wurzel . . .	1	1,1	1,6	**1,9**	1,7	1,3	1,2	1,1	1,1	1
dekapitierte Wurzel . .	—	—	1	1,3	**1,6**	1,5	1,3	1,2	1,1	1

In dieser kleinen Tabelle sind die Längen der einzelnen Zonen in mm nach sechsstündigem Wachstum verzeichnet. Die Zone schnellsten Wachstums ist bei der intakten Wurzel die IV., bei der dekapitierten die V. mm-Zone. — Es ist mir übrigens nicht wahrscheinlich, daß die Rückwärtsverlegung der Zone stärkster Krümmung ausschließlich auf dieser Wachstumsverschiebung beruht. Zum Teil dürfte daran eine stärkere Herabsetzung der Sensibilität in den der Wundfläche näheren mm-Zonen beteiligt sein.

1) Wiesner (a. a. O., S. 298) gibt nur an, daß die Krümmung in der Zone stärksten Wachstums erfolgt.

2) Betreffs solcher Verschiebungen, die durch innere oder äußere Einflüsse hervorgerufen werden vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 13.

Schließlich darf nicht unerwähnt bleiben, daß der Beginn der Auswärtskrümmnng der dekapitierten Wurzeln meist schon nach zweistündiger Rotation zu beobachten war. Es kann also, wie auch die mikroskopische Untersuchung lehrte, keine Rede davon sein, daß der Krümmung eine Regeneration von Zellen mit Statolithenstärke an der Wundstelle vorausgegangen sein könnte. Über das Verhalten der im Periblem der Wachstumszone auftretenden Stärkekörner wird weiter unten die Rede sein.

Aus den vorstehend mitgeteilten Beobachtungen geht also zweifellos hervor, daß die geotropische Sensibilität der Wurzel nicht etwa im Sinne der oben sub 1) angedeuteten Möglichkeit auf eine ganz kurze Zone der Wurzelspitze beschränkt ist; auch die eigentliche Wachstumszone ist geotropisch sensibel.

8. Aus der Kombination der Ergebnisse des Piccardschen Rotationsversuches mit den oben mitgeteilten Versuchsresultaten ergibt sich somit die Richtigkeit der eben sub 2) gemachten Annahme: Die Wurzel ist von der Spitze an bis in die Wachstumszone hinein geotropisch empfindlich; erstere besitzt aber eine weit größere Empfindlichkeit als letztere. Wenn also beim Piccardschen Rotationsversuch die Wurzelspitze 1,5 mm lang ist, so entscheidet sie über die Krümmungsrichtung, obgleich, wie die Rechnung ergibt, die Fliehkraft, die auf die Zone schnellsten Wachstums wirkt, ungefähr 2,5 mal so groß ist, als die, welche das Statolithenorgan der Haube reizt. Nimmt man an, daß die Sensibilität der Wurzelspitze hauptsächlich im Urmeristem resp. Transversalmeristem des Scheitels ihren Sitz habe, so erhöht sich jener Wert auf 3,3. Wenn dagegen die über die Rotationsachse vorragende Spitze der Wurzel nur 1 mm lang ist, wenn also die Fliehkraft, welche auf die Wachstumszone wirkt, ca. 5 Mal resp. 9 Mal so groß ist, als die, welche die Spitze reizt, so übertrifft die Exzitation der ersteren so sehr die Erregung der letzteren, daß die Krümmung im Sinne der Wachstumszone erfolgt, obgleich sie weniger empfindlich ist als die Spitze.

Da bei 1 mm langer Wurzelspitze die Krümmung im Sinne der Wachstumszone schon dann erfolgt, wenn die Anzahl der Umdrehungen pro Sekunde nur 5—6 beträgt (vergl. Tab. I, Nr. 1—5), wenn also die Fliehkräfte, die auf die einzelnen Stellen der gesamten Wachstumszone einwirken, kleiner sind als 1 g, so folgt daraus, daß die Sensibilität der Wachstumszone schon unter normalen Verhältnissen und nicht erst bei Rotationsversuchen, wenn F viel

größer ist als 1 g, zur Geltung kommen muß. Vorausgesetzt wird dabei natürlich, daß beim Piccardschen Rotationsversuche keine Steigerung der Empfindlichkeit über das normale Ausmaß hinaus stattfindet.

Ich glaube, daß dies die naturgemäßeste, ja einzig mögliche Interpretation der Versuchsergebnisse ist. Man gelangt so in bezug auf die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Wurzel zu derselben Annahme, die schon vor Jahren Rothert in einer ausgezeichneten kritischen Studie[1]) unter drei verschiedenen Möglichkeiten als die zweite mit nachstehenden Worten präzisiert hat: „Die ganze wachsende Region ist geotropisch empfindlich, die Spitze aber in höherem Grade als der übrige Teil; die Krümmung der Wurzel wird zwar nicht ausschließlich, wohl aber zu einem mehr oder weniger erheblichen Teil durch die Reizfortpflanzung von der Spitze aus bedingt."

Die Keimwurzel von *Vicia faba* verhält sich also nach dieser Auffassung dem Schwerkraftreiz gegenüber analog, wie die Keimblattscheide von *Avena sativa,* das Hypokotyl von *Brassica Napus, Agrostemma Githago* und *Vicia sativa* gegenüber dem Lichtreiz. Nach den bekannten Untersuchungen von Rothert[2]) ist hier nicht nur die Spitze, sondern auch die untere Partie des Organs heliotropisch empfindlich, die Spitze jedoch in bedeutend erhöhtem Maße. Auf die Möglichkeit eines solchen analogen Verhaltens hat übrigens schon Rothert hingewiesen[3]).

9. Wie aus der Tabelle II hervorgeht, verhalten sich die Keimwurzeln von *Lupinus albus* und *Phaseolus vulgaris* im wesentlichen ebenso wie jene von *Vicia faba.* Bei *Lupinus albus* ist die Wurzelhaube 0,7—0,8 mm lang, die Länge der stärkeführenden Columella beträgt ca. 0,5 mm; sie beginnt 0,25 mm hinter der Haubenspitze. Die Mitte des Statolithenorgans (eines Zylinders) befindet sich also ca. 0,5 mm hinter der Spitze der Haube. Die Zone schnellsten Wachstums liegt in der 4. Millimeterzone. Ganz ähnlich verhält sich die Keimwurzel von *Phaseolus multiflorus,* nur ist ihre Haube kürzer.

---

1) Die Streitfrage über die Funktion der Wurzelspitze. Flora, Bd. LXXIX, 1894, S. 205.

2) Über Heliotropismus. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von F. Cohn, Bd. VII, 1894.

3) Flora, Bd. LXXIX, S. 205.

Einige Versuche habe ich auch mit den Keimwurzeln von *Aesculus Hippocastanum* angestellt, die sich in bezug auf die Dimensionsverhältnisse und die Wachstumsverteilung ähnlich verhalten, wie starke Wurzeln von *Vicia faba*. Um die Wurzeln auf dem Apparat unterbringen zu können, wurden die Samen entsprechend zugeschnitten, Als Beispiele seien die Versuche mit zwei Wurzeln erwähnt, die beide 3,5 mm lang waren. Die Zahl der Umdrehungen betrug 18 pro Sekunde, die Rotationsdauer 45 Minuten. Die über die Drehachse vorragende Spitze war bei einer Wurzel 1 mm, bei der anderen 2 mm lang. Am Klinostaten krümmte sich die erstere im Sinne der Empfindlichkeit des Wurzelkörpers, die letztere im Sinne der Empfindlichkeit der Wurzelspitze.

Mit den Keimwurzeln von *Helianthus annuus* und *Zea Mais* erhielt ich keine einwandfreien Resultate. Die Wurzeln sind zu dünn, um eine genaue Einstellung zu ermöglichen, auch liegt die Zone schnellsten Wachstums schon zu nah der Spitze. Die Fehlerquellen werden bei Verwendung kleiner Wurzeln so groß, daß brauchbare Resultate nicht mehr zu erzielen sind. —

10. Wenn nicht nur die Wurzelspitze, sondern auch die Wachstumszone, wenn auch in geringerem Grade geotropisch empfindlich ist, so fragt es sich jetzt, wie damit die Resultate der Dekapitationsversuche Darwins und anderer Forscher in Einklang zu bringen sind. Schon Rothert[1]) hat darauf aufmerksam gemacht, daß in den Versuchen fast aller Autoren nicht sämtliche geköpfte Wurzeln ihre geotropische Krümmungsfähigkeit eingebüßt haben; eine Anzahl davon hat sich, wenn auch verspätet und wenig, aber doch deutlich geotropisch abwärts gekrümmt. Möglicherweise ist dieses Verhalten wenigstens teilweise auf den oben erwähnten Umstand zurückzuführen. Anderseits ist nicht zu bezweifeln, daß sich die Wundshockwirkung auch bis in die Wachstumszone fortpflanzt. Es geht dies aus folgenden Versuchen klar hervor. Keimwurzeln von *Vicia faba* von 1,5—2,5 cm Länge wurden knapp unter den Kotyledonen abgeschnitten, in einer Entfernung von 2 mm von der Schnittfläche auf je eine vernickelte Nadel gespießt und an einer vertikalen Korkplatte im feuchten und verdunkelten Raume horizontal aufgestellt. Das abgeschnittene Ende wurde vorher in nasses Fließpapier gewickelt. Die zum Wachstum nötigen plastischen Baustoffe sind in den abgeschnittenen Wurzeln reichlich vorhanden.

1) Flora, Bd. LXXIX, S. 195.

Während die geotropische Reaktionszeit intakter Keimwurzeln $1\frac{1}{2}$ bis 2 Stunden betrug, zeigten die abgeschnittenen Wurzeln erst nach $3\frac{1}{2}$—9, im Durchschnitt nach $6\frac{1}{2}$ Stunden den Beginn der Krümmung. Auch der weitere Verlauf der geotropischen Abwärtskrümmung ging viel langsamer vor sich. Der Wundshock hat sich also mindestens bis in die Wachstumszone, vielleicht bis in die Wurzelspitze fortgepflanzt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Dekapitation der Spitze schon deshalb die Krümmungsfähigkeit der Wachstumszone noch mehr und für länger herabsetzt, weil ihr die Wunde jetzt weitaus näher liegt. Ob es sich hierbei um die zeitweilige Aufhebung der Empfindlichkeit oder der Reaktionsfähigkeit oder um eine andere Störung der Reizkette handelt, ist zunächst irrelevant: es soll ja nur dargetan werden, daß die länger andauernde Krümmungsunfähigkeit geköpfter Wurzeln keinen Beweis gegen die Annahme bilden kann, daß auch die Wachstumszone etwas empfindlich ist.

Natürlich muß nicht bei allen Wurzeln die Verteilung der Empfindlichkeit für den Schwerkraftreiz dieselbe sein. Es ist leicht möglich, daß es auch Pflanzen gibt, bei denen tatsächlich allein die Wurzelspitze empfindlich ist, und ebenso auch Pflanzen, bei denen die Empfindlichkeit gleichmäßig über die ganze Wachstumszone, von der Spitze angefangen, verteilt ist[1]).

11. Zum Schlusse ist noch die Frage aufzuwerfen, wie sich die Statolithentheorie mit den Ergebnissen des Piccardschen Rotationsversuches abfindet. Die Antwort lautet folgendermaßen: der größeren Empfindlichkeit der Wurzelspitze entspricht der vollkommenere Statholithenapparat der Wurzelhaube; die geringere Empfindlichkeit der Wachstumszone hat ihren Sitz im Periblem des Wurzelkörpers, das bei allen zu den Versuchen verwendeten Pflanzen mehr oder minder reich an Stärkekörnern ist. In den ersten Millimeterzonen ist die Stärke bei *Vicia faba* sehr feinkörnig und gleichmäßig in den Zellen verteilt. In der Zone schnellsten Wachstums sind die Stärkekörner weit größer und in 1—2 cm langen Wurzeln häufig auch umlagerungsfähig. Ich fand sie hier in zahlreichen Zellen samt den Kernen den physikalisch unteren Querwänden angelagert, die sie wie in den Stärkescheiden in 1—2 Lagen bedecken[2]). In einer Entfernung von 6—7 mm hinter der

1) Vgl. Rothert, a. a. O., S. 205.

2) Bewegliche Statholithenstärke im Periblem des Wurzelkörpers hat bereits Němec (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, S. 115 ff.) bei *Equisetum arvense, Selaginella Martensii* und *Trianaea bogotensis* beobachtet. Später auch bei *Cuscuta glomerata* (Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême, 1904).

Spitze ist zwar auch noch Stärke vorhanden, allein dieselbe ist unregelmäßig gelagert. Bei *Lupinus albus* ist die im Periblem des Wurzelkörpers auftretende Stärke im ganzen recht feinkörnig und nur in der geotropischen Krümmungszone etwas grobkörniger. Sie ist ziemlich gleichmäßig in den Zellen verteilt, häufig zum Teil um den Zellkern geballt. Eine schwache Neigung, dem Zuge der Schwerkraft zu folgen ist nicht zu verkennen. Ähnliches gilt für die etwas grobkörnigere Stärke im Periblem der Wurzeln von *Phaseolus multiflorus*; hier ist auch der zentrale Teil des Pleroms stärkehaltig. — Übrigens ist von Němec sowohl wie von mir wiederholt schon betont worden, daß die Umlagerungsfähigkeit keine conditio sine qua non für die Statolithenfunktion der Stärkekörner bildet.

Daß die Ergebnisse des Piccardschen Rotationsversuches der Statolithentheorie nicht widersprechen, hat bereits Němec[1]) hervorgehoben, indem er in ganz zutreffender Weise die eventuelle Statolithenfunktion der in der Wachstumszone auftretenden Stärkekörner betont hat. Er meint, daß bei Zentrifugalversuchen „auch die in der Wachstumszone vorhandenen Stärkekörner an die sensiblen Plasmahäute geschleudert und angedrückt werden". Das ist meinen Beobachtungen zufolge tatsächlich der Fall. Die bei den oben erwähnten Knightschen Rotationsversuchen benutzten dekapitierten Wurzeln wurden nach Beendigung der Versuche sofort in jener Stellung, die eine nachträgliche Verlagerung der Stärkekörner ausschloß, in Alkohol fixiert und dann mikroskopisch untersucht. Es stellte sich heraus, daß bei *Vicia faba* sämtliche Stärkekörner des Periblems der gesamten Wachstumszone von der Fliehkraft den nach außen gekehrten Zellwänden angelagert wurden; dasselbe gilt für die Zellkerne. Ähnlich verhielten sich die Stärkekörner in der Krümmungszone der *Lupinus*-Wurzeln, obwohl hier die einseitige Lagerung nicht so schön ausgeprägt war.

Němec ist allerdings der Ansicht, daß die Statolithenfunktion der Periblemstärke erst bei Zentrifugalversuchen, wenn F größer ist als 1 g, zur Geltung komme. Aus meinen oben mitgeteilten Versuchen (Tabelle I, Nr. 1—6) geht aber hervor, daß die Statolithenfunktion der Periblemstärke auch schon dann realisiert ist, wenn die angewendeten Fliehkräfte bloß 0,25—1 g betragen. Dabei wird aber vorausgesetzt, daß in bezug auf die Verteilung der

1) Die Stärkescheide der Cucurbitaceen. Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême, 1904.

Empfindlichkeit von der Spitze an bis in die Wachstumszone hinein trotz der unnatürlichen Verhältnisse, unter denen sich die rotierende Wurzel befindet, keine Veränderung resp. Verschiebung eintritt.

Wenn oben gesagt wurde, daß der größeren Empfindlichkeit der Wurzelspitze der vollkommenere Statolithenapparat der Haube, der geringeren Empfindlichkeit der Wachstumszone der minder vollkommene Statolithenapparat ihres Periblems entspricht, so soll damit nicht etwa behauptet werden, daß die größere resp. geringere Erregung in Spitze und Wachstumszone ausschließlich auf der größeren oder geringeren Reizintensität beruhen. Gewiß kommt auch diese in Betracht, allein die verschiedene Größe und Umlagerungsfähigkeit der Stärkekörner reicht wohl nicht aus, um jenen ansehnlichen Unterschied allein schon hervorzurufen. Es muß wohl auch eine verschieden große Empfindlichkeit der reizbaren Hautschichten der Protoplasten in Haube und Wachstumszone angenommen werden.

12. Die wichtigsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich in folgende Punkte zusammenfassen:

1. Wenn beim Piccardschen Rotationsversuch die Länge der über die Rotationsachse schräg vorragenden Keimwurzelspitze von *Vicia faba*, *Lupinus albus* und *Phaseolus multiflorus* 1,5 resp. 2 mm beträgt, so erfolgt die Reizkrümmung im Sinne der Empfindlichkeit der Wurzelspitze.

2. Daraus folgt, daß die 1,5—2 mm lange Wurzelspitze für den Fliehkraft- resp. Schwerkraftreiz hochgradig empfindlich und imstande ist, die entsprechende Reizkrümmung in der Wachstumszone auch dann einzuleiten, wenn auf diese eine größere Fliehkraft im entgegengesetzten Sinne einwirkt. Damit ist auch die Reizleitung aus der Wurzelspitze in die Wachstumszone definitiv erwiesen.

3. Wenn die Länge der über die Rotationsachse schräg vorragenden Wurzelspitze nur 1 mm beträgt, so erfolgt die Reizkrümmung im Sinne der Empfindlichkeit des Wurzelkörpers resp. der Wachstumszone. Auch diese ist also, wenn auch in geringerem Grade empfindlich. Sie entscheidet aber erst dann über die Krümmungsrichtung, wenn sich das Verhältnis der Fliehkraftgrößen, welche auf Wurzelspitze und Wachstumszone einwirken, zu sehr zu ungunsten der ersteren verschoben hat.

4. Daß die Wachstumszone tatsächlich geotropisch empfindlich ist, geht auch aus Rotationsversuchen mit dekapitierten Keimwurzeln

hervor, die sich, wie schon Wiesner festgestellt hat, energisch nach außen krümmen. Doch kommt die geotropische Empfindlichkeit, wie der Piccardsche Rotationsversuch mit intakten Wurzeln lehrt, bereits bei Fliehkraftgrößen zur Geltung, die weniger als 1 g betragen.

5. Zusammenfassend läßt sich also über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den untersuchten Wurzeln folgendes sagen: die Wurzel ist von der Spitze an bis in die Wachstumszone hinein geotropisch empfindlich; erstere besitzt aber eine weit größere Empfindlichkeit als letztere.

6. Der größeren geotropischen Empfindlichkeit der Wurzelspitze entspricht der vollkommenere Statolithenapparat der Haube. Die geringere Empfindlichkeit der Wachstumszone hat im Periblem derselben ihren Sitz, das zahlreiche Stärkekörner enthält. In der Zone schnellsten Wachstums sind sie bei *Vicia faba* umlagerungsfähig, sonst sind sie unregelmäßig gelagert. Bei Anwendung genügend großer Fliehkräfte werden die Stärkekörner der Wachstumszone bei den untersuchten Wurzeln mehr oder minder vollständig den nach außen gekehrten Zellwänden angelagert. Die Statolithentheorie stimmt also mit allen Versuchsergebnissen befriedigend überein.

Graz, im Dezember 1907.

Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen.

Von

N. Ohno.

Mit 1 Textfigur.

Einleitung und Fragestellung.

Die Fähigkeit des Pflanzenorganismus, auf äußere Eingriffe in irgend einer Weise zu reagieren, beruht auf der sog. Reizbarkeit, einer Grundeigenschaft des Protoplasmas, die besonders da auffällig ist, wo sie zu einem speziellen Zwecke ausgebildet und in den Dienst einer physiologischen Funktion gestellt ist. Die Reizerscheinungen stellen höchst komplizierte Ketten von Vorgängen vor, welche sich zeitlich nacheinander abspielen und in gewissen Fällen auch in räumlich getrennten Teilen des betreffenden Organs vor sich gehen. Obgleich nun diese Reizungskette aus innig zusammenhängenden Gliedern zusammengesetzt ist, so kann man vom praktischen Standpunkte aus drei Hauptphasen in ihr abgrenzen. Die ersten Glieder der Kette stellen die Perzeption (Reizaufnahme), die Endglieder die Aktion dar, und die meist gänzlich unbekannten Vorgänge, die sich zwischen die Perzeption einerseits und die sichtbare Reaktion des Organismus anderseits einschalten, können mit einem allgemeinen Ausdruck als Übertragungs- (duktorische) Vorgänge bezeichnet werden. Die einzige Möglichkeit, festzustellen, ob ein reizbarer Pflanzenteil einen Reiz aufgenommen hat oder nicht, besteht nur darin, daß man das Eintreten der Reaktion konstatiert. Alle die Vorgänge, welche zwischen den beiden kontrollierbaren Stadien ablaufen, entziehen sich der direkten Beobachtung. Nur der Eintritt der Reaktion gibt einen Beweis dafür, daß die Aufnahme des Reizes sowohl als die sämtlichen sich daran an-

schließenden sekundären Vorgänge stattgefunden haben[1]). Diese brauchen zu ihrem Ablauf eine gewisse Zeit, die als Latenzzeit bezeichnet werden kann. Ihre Länge ist recht verschieden. Auf der einen Seite gibt es Fälle, wo die Bewegung fast momentan nach der Reizexposition erfolgt, wie z. B. bei den lokomotorischen Richtungsbewegungen der Mikroorganismen, auf der anderen Seite solche, in denen eine stundenlange Latenzzeit zum Ausdruck kommt.

Wenn man nun einen reizbaren Pflanzenteil einem gewissen Reize exponiert und ihn sofort auf verschiedene Weise in einen Zustand versetzt, der das Fortschreiten der sich an die Perzeption anschließenden sekundären Prozesse verhindert, haben wir ein Mittel, den Reizzustand längere oder kürzere Zeit zu konservieren. Wenn der Zeitraum nicht zu lange ist, so wird die Aktion nachträglich noch eintreten, nachdem die Hemmung beseitigt ist; wenn dagegen die Hemmung genügend lange andauert, so wird die Konstellation, welche zur nachträglichen Aktion führt, gestört, sodaß letztere auch nach Beseitigung der Hemmung nicht mehr eintreten kann.

Die maximale Zeitdauer, während welcher die durch einen Reiz veranlaßte Veränderung in einem reizbaren Pflanzenteil erhalten bleibt und beim Zurückkehren in die aktionsfähige Umgebung zur merklichen Aktion führen kann, oder was auf dasselbe hinausläuft, der Zeitraum, in welchem die gegebenen Zustände so abklingen, daß keine nachträgliche Aktion mehr erzielbar ist, heißt nach der Czapekschen Benennung die Impressionszeit. Er selbst definiert sie als jene Frist, in welcher noch nach Aufhören des physikalischen Reizes und nach Beseitigung etwaiger Hemmung eine Reaktion erhalten werden kann.

---

1) Der Befund Czapeks (vgl. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XX, 1902, S. 466, Bd. XXI, S. 229, 243 usw.), daß im Verlaufe von verschiedenen Reizkrümmungen (Geotropismus, Heliotropismus, Hydrotropismus u. a.) in den reizbaren Teilen eine quantitative Vermehrung von Stoffen stattfindet, welche ammoniakalisches Silbernitrat stark reduzieren und die er als Homogentisinsäure anspricht, ist insofern von besonderem Interesse, weil bei diesen Vorgängen wenigstens ein gewisser Teil der unbekannten Zwischenglieder aufgedeckt worden ist, wenngleich natürlich der Zusammenhang mit dem Reizvorgange noch nicht aufgeklärt ist. Man weiß gar nicht, ob dieser chemische Vorgang ein Glied der auf die geo- bezw. helio- oder hydrotropische Krümmung hinzielenden Hauptkette ist, oder ob er nur eine Begleiterscheinung darstellt. Auf alle Fälle aber ist der Befund von großem Interesse, da er eine faß- und kontrollierbare Veränderung in den Zonen, wo die Reizaufnahme stattfindet, zeigt, und zwar viel eher, als die Aktion selber eintritt.

2) F. Czapek, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1903, S. 302. Die Impressionszeit sowie die kritischen Bemerkungen Fittings usw. werden uns später noch genauer beschäftigen.

Man kann nun dadurch, daß man die Hemmung verschieden lange einwirken läßt, diese Zeit des Abklingens sowie ihre Abhängigkeit von verschiedenen äußeren Bedingungen genauer feststellen. Derartige Versuche sind am bequemsten bei den tropistischen Krümmungsbewegungen auszuführen und zwar deshalb, weil hier die gesamten Reizvorgänge verhältnismäßig langsam vor sich gehen; doch unterscheiden sich diese Vorgänge in fundamentaler Hinsicht von den lokomotorischen Richtungsbewegungen oder auch den tierischen Reflexen nicht.

Die vorliegenden Untersuchungen sollen nun in dieser Hinsicht einen Beitrag liefern; nebenbei sollen einige Fragen berührt werden, welche im Verlaufe der Untersuchung auftauchten.

Obwohl die Fragen noch keine zusammenhängende kritische Behandlung gefunden haben, so finden sich doch in der Literatur eine Anzahl von Beobachtungen und Experimenten, welche auf sie Bezug haben und besonders an die geotropischen Vorgänge anknüpfen. In erster Linie kommen hier die Studien von Wortmann[1]) in Betracht.

Wortmann exponierte geotropische Sprosse (Keimpflanzen) von *Phaseolus multiflorus*, *Helianthus annuus* und *Lepidium sativum* einige Zeit lang unter normalen Verhältnissen der einseitigen Schwerkraftswirkung, bis er sicher war, daß die Versuchsobjekte geotropisch induziert waren. Diese Sprosse wurden dann eine längere oder kürzere Zeit in einen sauerstoffarmen Raum gebracht. „Alle Versuche fielen so aus, daß in der verdünnten Luft die Nachwirkung nicht unterblieb, sondern die Sprosse fortfuhren, eine wenn auch geringe und meistens nur mit dem Kathetometer bemerkbare Krümmung auszuführen. Diese Nachkrümmung dauerte nur kurze Zeit: nach ein- bis eineinhalbstündiger Evakuationsdauer waren die Sprosse zur Ruhe gekommen, und nachdem dieser Zustand einmal eingetreten war, konnte auch durch nachheriges Einlassen von atmosphärischer Luft in keinem Falle eine Fortsetzung der Krümmung erhalten werden. Wurde jedoch, noch während die unscheinbare Nachwirkung im luftverdünnten Raume vor sich ging, durch Einleiten von atmosphärischer Luft der normale Zustand wieder hergestellt, so wurde die Bewegung wieder lebhafter und konnte einen ebenso hohen Wert erreichen, als bei gleichen Sprossen, welche

1) Wortmann, Studien über geotropische Nachwirkungserscheinungen. Bot. Ztg., Bd. XLII, 1884, S. 706.



während der ganzen Zeit in gewöhnlicher atmosphärischer Luft verweilt hatten.“ Wortmann hat ferner gefunden, „daß mit gänzlicher Entfernung des Sauerstoffs jede Nachwirkungsbewegung sofort eingestellt wird, und daß auch bei späterem Zutritt der Luft der Sproß die anfängliche Bewegung nicht wieder aufnimmt, mithin im sauerstofffreien Raume jeder empfangene Reiz plötzlich und ganz vernichtet wird. Ein *Helianthus*-Sproß z. B., welcher eine Stunde und zehn Minuten in horizontaler Lage sich befunden hatte und eben eine bemerkbare Aufwärtskrümmung erkennen ließ, blieb, nachdem er in den Apparat gebracht war, sofort unbeweglich. Nach einstündigem Durchleiten von Wasserstoff wurde dann atmosphärische Luft in den Apparat gelassen, worauf der Sproß nach weiteren $2^1/_2$ Stunden zwar ein geringes Längenwachstum aber keine Weiterkrümmung zeigte“.

„Auch bei weniger als einstündigem Durchleiten von Wasserstoff, selbst bei nur 10 Minuten langem Verweilen des Sprosses *(Helianthus)* in diesem Gase, wird jede Nachwirkung aufgehoben und tritt auch nach Zutritt von atmosphärischer Luft in keinem Falle wieder ein.“

So erlischt nach Wortmanns Resultat die Konstellation, welche zur Nachkrümmung führt, schon binnen 10 Minuten im Wasserstoffgas. Die Versuche Wortmanns wurden später von Correns[1]) in seinen bekannten Untersuchungen über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen von freiem Sauerstoff erweitert. Während Correns in manchen Punkten die Resultate Wortmanns bestätigen konnte, so ist er doch, was die Vernichtung des induzierten Prozesses durch die Sauerstoffentziehung anbetrifft, zu etwas abweichenden Resultaten gekommen. Er experimentierte folgendermaßen: *Helianthus*-Keimlinge wurden 1—2 Stunden lang in einem Rezipienten horizontal gelegt. Darauf wurde das Gefäß möglichst vollständig ausgepumpt. „Auch wenn mehrere Stunden lang H-Gas über die Versuchsobjekte geleitet worden war, konnte ich doch eine Wiederaufnahme der Nachwirkungsbewegung konstatieren. Sie fiel aber um so geringer aus, je länger das Wasserstoffüberleiten gedauert hatte.“ Zahlenmäßige Daten werden in dieser Arbeit nicht gegeben.

---

1) C. Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora, 1892, S. 133 ff.

Drei Jahre später erschien Czapeks Arbeit über Geotropismus[1]). Neben der Frage nach der Lokalisation der geotropischen Empfindlichkeit ist von Czapek auch die weitere Frage behandelt worden, wie geotropische Reizvorgänge durch Temperatur, Sauerstoffentziehung und mechanische Hemmung beeinflußt werden. Dabei hat er auch versucht festzustellen, in welcher Zeit die geotropische Nachwirkung abklingt. Alle Einzelheiten dieser Versuche werden uns in einem späteren Abschnitte noch beschäftigen, hier sei nur kurz das Resultat seiner Untersuchung dahin zusammengefaßt, daß die geotropische Nachwirkung unter dem Einflusse solcher Bedingungen, welche die Lebenstätigkeit der Pflanzen stark beeinträchtigen (Kälte, Vakuum), erheblich rascher ausklingt.

Bei dem Heliotropismus fehlt es meines Wissens bis jetzt an analogen Versuchen.

Ein neues Moment brachte in diese Untersuchungen Spalding[2]) dadurch, daß er nach Applizierung eines traumatischen Reizes die Objekte zeitweilig durch Eingipsen im Wachstum hemmte. Er stellte die Versuche in der Weise an, daß er zunächst Wurzeln von *Lupinus albus*, *Vicia Faba* und *Zea Mais* an der Spitze durch einseitiges Anbrennen reizte und dann längere oder kürzere Zeit in einem Gipsverbande hielt. Später wurden dann die Objekte wieder vom Gips befreit und so wieder wachstumsfähig gemacht. Diese Versuche ergaben das interessante Resultat, daß die Nachwirkungsfähigkeit sehr lange erhalten bleibt. In einem Falle z. B. wurden Lupinenwurzeln, welche in der oben geschilderten Weise gereizt und dann acht Tage und sechs Stunden in Gips gelegt worden waren, nach dem Entgipsen 18 Stunden in Wasser gebracht. Sie zeigten zwar wenig Zuwachs, aber eine deutliche Krümmung. In einem anderen Versuche Spaldings wurden sieben an der Spitze gebrannte Lupinenwurzeln in Wasser von 0° C. 48 Stunden gehalten. Wenn dann diese Wurzeln in Wasser von ca. 18° C. gebracht wurden, zeigten nach 24 Stunden drei von den sieben starke Krümmnng. Bei zweien war der Erfolg zweifelhaft, doch wurde in einem dieser beiden Fälle noch eine nachträgliche Krümmung beobachtet.

---

1) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, S. 243 ff.

2) V. M. Spalding, The traumatropic curvature of roots. Annals of Botany, Vol. VIII, 1894.

Die Auseinandersetzungen, welche **Fitting**[1]) in seiner inhaltreichen Abhandlung über das Abklingen der geotropischen Erregung gibt, sollen erst am Schlusse eingehender diskutiert werden.

Bei meinen eigenen Versuchen wurden als Reize Licht- und Schwerkraftreiz angewandt, und die Hemmung nach erfolgter Induktion wurde durch niedere Temperatur oder durch Entziehung des Sauerstoffes oder durch mechanische Widerstände bewirkt. Nachdem dann die Pflanzen unter diesen Verhältnissen die gewünschte Zeit verweilt hatten, wurden sie in normale Wachstumsbedingungen zurückversetzt, um zu sehen, ob und inwieweit eine Krümmungsreaktion noch eintrat. Als Versuchsobjekte wurden Stengel und Wurzeln von Keimlingen und zwar von *Vicia Faba*, *Lupinus albus*, *Avena sativa*, *Setaria viridis*, *Brassica Napus* usw. verwandt. Eine gewisse Schwierigkeit liegt darin, den Zeitpunkt zu bestimmen, wo die Reaktion eintritt. Ganz genau ist dies überhaupt nicht möglich, so daß ein subjektives Moment in die Beobachtung hineinkommt.

Experimenteller Teil.

I. Kälte.

Es ist längst bekannt, und auch ich konnte dies von neuem konstatieren, daß Keimwurzeln von *Lupinus* und von *Vicia Faba* bei einer dem Gefrierpunkt naheliegenden Temperatur so gut wie gar nicht zu wachsen vermögen[2]). Da nun die tropistischen Krümmungen nur so lange ausgeführt werden können, als die Objekte wachsen, so gibt uns die Kälte die Möglichkeit, die Krümmung zu verhindern. Ich habe also Versuchsobjekte zunächst geotropisch gereizt, dann verschieden lange der Kälte ausgesetzt und darauf auf eine eventuelle Nachwirkung geprüft.

Dabei ist natürlich vorher festzustellen, ob das Verweilen in der Kälte irgendwie nachträglich das Längenwachstum beeinträchtigt und damit auch die Nachwirkung. Es mußten also zunächst einige Vorversuche diesen Punkt klarstellen.

---

1) H. **Fitting**, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, Teil II. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 331 ff.

2) Es muß hier bemerkt werden, daß nach langer Zeit stets eine allerdings nur äußerst geringe Verlängerung der Wurzeln, die nur Bruchteile von 1 mm betrug, beobachtet wurde.

Die Versuche zeigten nun, daß ein mehrstündiges Verweilen bei 0—1° die Fähigkeit der Objekte, später normal weiter zu wachsen, nicht beeinträchtigt. Die Wurzeln nahmen in unvermindertem Tempo das Längenwachstum wieder auf, als sie ins Zimmer zurückgebracht wurden. Ich konnte sogar bemerken, daß das Wachstum etwas beschleunigt war. Nebenbei sei auch hier auf die Beobachtung hingewiesen, daß sich beim Versetzen in niedere Temperatur die Wurzeln von *Lupinus albus* um 1—1,2 mm verkürzten. Diese Verkürzung wird aber nachher wieder ausgeglichen. Wahrscheinlich wird diese Erscheinung, die ich nicht weiter verfolgt habe, auf einer Turgorsenkung beruhen, die durch den plötzlichen Temperaturwechsel hervorgerufen wurde.

Methodik.

Bei den geotropischen Versuchen wurden die Keimwurzeln oder Keimstengel in einem feuchten Raume horizontal gehalten und dann vertikal mit Kork in einem Glaszylinder befestigt. Dieser wurde dann in einen Eiskasten, in welchem eine Temperatur von 1—1,5° C. herrschte, gestellt, nachdem er schon vorher genügend lange darin verweilt hatte und so auf die niedere Temperatur abgekühlt war. Die Objekte wurden auf diese Weise möglichst rasch auf die niedere Temperatur gebracht. Nach der gewünschten Einwirkungsdauer der Kälte ließ ich die Objekte horizontal auf dem Klinostaten rotieren und konstatierte von Zeit zu Zeit, ob eine Nachkrümmung eintrat.

Bei den heliotropischen Versuchen wurden die Objekte zunächst in folgender Weise beleuchtet.

Von einigen in diffusem Tageslicht angestellten Versuchen abgesehen, wurde als Lichtquelle eine Auersche Glühlampe benutzt, die in einem Blechkasten stand. In der vorderen Wand des Kastens war ein etwa 2,5 cm breiter und 10 cm langer Schlitz angebracht. Gegenüber der Lichtquelle wurde die heliotropische Kammer aufgestellt, ein rings geschlossener Kasten, welcher nur an der vorderen Wand genau gegenüber dem Schlitz des Lichtkastens eine diesem entsprechende Öffnung besaß. Die Objekte wurden im Innern der heliotropischen Kammer auf ein Gestell gebracht. Um die eventuelle schädliche Wirkung der Wärme des Auer-Brenners zu vermeiden, wurde eine Glascüvette von 7 cm Durchmesser eingeschaltet, in der sich Wasser befand, das von Zeit

zu Zeit erneuert wurde. Der Abstand zwischen der Lichtquelle und dem Objekt betrug gewöhnlich 40 cm.

Bei heliotropischen Versuchen mit oberirdischen Pflanzenteilen wurden z. T. kleine Topfpflanzen gebraucht. Diese haben zwar den Vorzug, daß sie sich von vornherein unter natürlichen Bedingungen befinden, zeigen aber den Nachteil, daß sie in dem Eiskasten nur langsam die niedere Temperatur annehmen. Ich konnte deswegen derartige Topfkulturen nur beschränkt verwenden und benuzte hauptsächlich kleine, in Glasröhrchen angesetzte Wasserkulturen oder Keimlinge, welche auf einer mit Fließpapier bekleideten Glasplatte erzogen waren.

Diese Methode wurde besonders bei *Brassica* befolgt. Ich ließ die Samen auf feuchtem Fließpapier auskeimen und wählte dann möglichst gleichmäßig entwickelte Keimlinge aus. Diese wurden in Reihen auf kleine Glasplatten gelegt, auf denen sich zwei Schichten von feuchtem Fließpapier befanden. Auf diese Weise wachsen die Keimlinge ganz senkrecht und kräftig und liefern vortreffliche Versuchsobjekte. Ein Umstand, der sich unangenehm bemerklich macht, sind die Nutationen, welche die Keimlinge ausführen. Um ihn einigermaßen auszuschalten, müßte man die Keimlinge so orientieren, daß die Hauptnutationsebene senkrecht zur Lichtrichtung steht. Es ist jedoch trotz aller Mühe praktisch nicht ausführbar, alle Keimlinge genau in solcher Weise wachsen zu lassen, es wurden infolgedessen nur diejenigen berücksichtigt, welche diese Bedingung erfüllten.

Bei *Avena* wählte ich folgende Versuchsanstellung. Die Samen wurden 24 Stunden in Wasser gelegt und dann in feuchte Sägespäne gesteckt. Aus der hervorschießenden Saat wurden die Keimlinge ausgewählt, welche am gleichmäßigsten gewachsen waren. Ich nahm sie vorsichtig heraus und verpflanzte sie entweder in Glasröhrchen mit Wasser oder auf die mit Fließpapier bekleideten Glasplatten.

Was nun die Prüfung der Nachkrümmungsfähigkeit anbetrifft, so ist noch folgendes zu bemerken. Bei einigen anfänglich zur Orientierung angestellten Versuchen wurden die Objekte nach der Exposition unter Kältewirkung zur Prüfung der Nachkrümmung nicht auf den Klinostaten, sondern einfach in vertikale Lage gebracht. Diese Methode ist zwar sehr einfach, hat aber den Nachteil, daß der ursprüngliche Schwerkraftreiz viel länger wirken muß, wenn eine deutlich bemerkbare Nachkrümmung eintreten soll. Dies

hat darin seinen Grund, daß bei vertikaler Lage der Geotropismus der Nachkrümmung entgegenwirkt.

Obwohl diese Verhältnisse bei Lupinenwurzeln nicht so deutlich hervortreten, so sind sie bei den trägeren Wurzeln von *Vicia Faba* sehr deutlich zu beobachten. Ein Beispiel möge dies zeigen. Keimwurzeln von *Vicia*, welche 40—45 Min. geotropisch gereizt waren, zeigten eine starke Nachkrümmung auf dem Klinostaten, während 1 Stunde gereizte Kontrollwurzeln nachher in vertikaler Lage keine Nachkrümmung mehr erkennen ließen.

Bei den heliotropischen Versuchen rotierten die Objekte auf dem Klinostaten mit vertikaler Achse.

a) Geotropische Versuche.

Wie wir in der Einleitung schon andeuteten, hat Czapek[1]) derartige Versuche angestellt. Seine Versuchsanordnung ist folgende: vier Partien zu je 10 Wurzeln von *Lupinus* wurden bei 20° C. 4 Stunden lang in horizontaler Lage geotropisch induziert, indem sie durch Glasröhren an der Krümmung gehindert wurden. Dann wurden sie sämtlich einer Temperatur von + 2° C. ausgesetzt. Als Partie 1 nach 6 Stunden auf den Klinostaten bei 20° C. gebracht wurde, zeigten sich geotropische Nachwirkungen. Die anderen drei Partien, welche 12 resp. 18 resp. 24 Stunden der Kälte ausgesetzt gewesen waren, ließen keine Nachwirkung mehr erkennen. Da bei diesen Versuchen die Wurzeln weit länger gereizt wurden, als die Reaktionszeit beträgt, und sie infolgedessen mechanisch an der Krümmung gehindert werden mußten, so handelt es sich bei diesen Versuchen Czapeks um die kombinierte Wirkung von mechanischer Wirkung und Kälte.

Ferner seien noch einige Bemerkungen über die Präsentationszeit und Reaktionszeit vorausgeschickt. Czapek[2]) hat bekanntlich diese Werte für eine ganze Reihe von Objekten bestimmt, sie sind jedoch im allgemeinen wesentlich zu hoch geschätzt worden, selbst wenn man die ziemlich großen individuellen Verschiedenheiten be-

---

1) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, S. 272.

2) F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 185, 1898. In seiner letzten Arbeit: Die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus parallelotroper Organe, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, S. 165, 1906, gibt Czapek zu, daß die Werte damals zu groß ausfielen.

rücksichtigt. Fitting[1]) hat bei einigen Objekten hierauf aufmerksam gemacht, und neuerdings hat Bach für einige Pflanzen die Präsentationszeit noch genauer festgelegt und wesentlich kleinere Werte gefunden als Czapek. Bach[2]) fand sogar, daß die Präsentationszeit noch etwas kürzer ist, als Fittings Versuche zeigten. Auf kleinere Differenzen in den Angaben verschiedener Beobachter möchte ich übrigens nicht allzuviel Gewicht legen, da jeder gewissermaßen mit einem persönlichen Maßstabe arbeitet. Die Hauptsache ist nur, daß man diesen Maßstab überall anwendet, damit wenigstens relativ genaue Werte gewonnen werden. Bach fand ferner, daß die Temperatur einen erheblichen Einfluß sowohl auf die Präsentations- als die Reaktionszeit ausübt. Interessant ist ferner die Tatsache, daß durch Einwirkung des geotropischen Reizes für die Dauer der Präsentationszeit schon das Minimum der Reaktionszeit erreicht wird, daß also, nachdem einmal der Reiz überhaupt während derjenigen Zeit eingewirkt hat, nach welcher mindestens eine Reaktion erfolgen kann, jede weitere Reizung über diese Zeit hinaus auf die Schnelligkeit des Eintritts der Bewegung keinen Einfluß mehr hat.

Auch ich konnte bei meinen Versuchsobjekten es durchaus bestätigen, daß die bisher angenommenen Zahlen viel zu groß sind. Um ein Beispiel zu nennen, so war die geotropische Präsentationszeit für Lupinenwurzeln bisher zu 20 Min. Minimalwert festgestellt, während mir meine wiederholten Versuche durchschnittlich nur 8 Min. ergaben. Die Präsentationszeit für *Avena*-Keimlinge ist ungefähr dieselbe. Ganz ähnlich verhält es sich auch mit der Reaktionszeit (40—45 Min. für Lupinenwurzeln).

Versuch 1.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm). Temp. 23° C. Vorm. 8 Uhr 30 Min. bis 8 Uhr 40 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Im Eiskasten bis 9 Uhr. Dann auf dem Klinostaten rotiert. Im Laufe von $1\frac{1}{2}$ Stdn. schwache Krümmung bei einigen Exemplaren.	Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln horizontal gedreht. Nach 40 Min. erster Beginn der Krümmung.

1) H. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, Teil II. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, 1905, S. 331 ff.

2) H. Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußeren Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 57

Versuch 2.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm). Temp. 24° C. Von 1 Uhr 40 Min. bis 1 Uhr 48 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Im Eiskasten bis 2 Uhr 20 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. Bis 6 Uhr beobachtet. Keine Krümmung.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln horizontal gedreht. Nach 45 Min. erster Beginn der Krümmung.

Versuch 3.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 22° C. Von 9 Uhr bis 9 Uhr 25 Min. geotropisch gereizt.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. Um 10 Uhr 25 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. Im Laufe einer Stunde Krümmung eingetreten. Um 12 Uhr Krümmung allgemein und deutlich.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln horizontal gedreht. Nach 25—30 Min. Krümmungsbeginn.

Versuch 4.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,8 cm). Temp. 22° C. Von 8 Uhr 40 Min. bis 9 Uhr 5 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht 9 Uhr 5 Min., um 11 Uhr 5 Min. herausgenommen und auf dem Klinostaten gedreht. Bis 2 Uhr 15 Min. beobachtet. Keine deutliche Krümmung.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln horizontal rotiert. Nach 30 Min. Krümmung mehr oder weniger ausgeprägt. Um 11 Uhr deutlicher.

Versuch 5.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm). Temp. 21° C. Von 8 Uhr 20 Min. bis 9 Uhr 5 Min. geotropisch induziert. Eben beginnende Krümmung.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. Um 11 Uhr herausgenommen (es hat kein Fortschreiten und auch kein Ausgleich stattgefunden) und auf dem Klinostaten rotiert. Von 11 Uhr 40 Min. bis 12 Uhr ist ein Fortschreiten der Krümmung zu erkennen.	(Sämtliche Exemplare als Versuchsobjekte verwendet.)

Versuch 6.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm). Temp. 21° C. Von 9 Uhr 25 Min. bis 10 Uhr 15 Min. geotropisch induziert. Krümmung sichtbar.

Versuchsobjekte.

In den Eiskasten gebracht. Um 1 Uhr 15 Min. herausgenommen (weder Fortschreiten noch Ausgleich zu bemerken) und auf dem Klinostaten rotiert. Um 3 Uhr 10 Min. zum ersten Male beobachtet. Das Fortschreiten der Krümmung ist fraglich. Um 4 Uhr 20 Min. beobachtet, Krümmung anscheinend etwas fortgeschritten.

Kontrollobjekte.

Auf dem Klinostaten im Dunkeln horizontal gedreht. Um 10 Uhr 50 Min. zum ersten Male beobachtet. Krümmung stark fortgeschritten, bis 1 Uhr noch stärker geworden.

Versuch 7.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,8 cm). Temp. 23° C. Von 8 Uhr 30 Min. bis 9 Uhr 25 Min. geotropisch induziert. Krümmung sichtbar.

Versuchsobjekte.

In den Eiskasten gebracht. Um 1 Uhr 25 Min. herausgenommen (weder Fortschreiten noch Ausgleich der Krümmung bemerkbar) und auf dem Klinostaten rotiert. Um 3 Uhr 30 Min. zum ersten Male beobachtet. Kein Fortschreiten. Bis 6 Uhr von Zeit zu Zeit beobachtet, aber kein Fortschreiten, sondern die Krümmung gegen Ende dieser Zeit nicht mehr vorhanden.

Kontrollobjekte.

Auf dem Klinostaten im Dunkeln horizontal gedreht. Um 10 Uhr die Krümmung deutlich fortgeschritten. Um 3 Uhr 35 Min. fast ausgeglichen.

Versuch 8.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 23° C Von 9 Uhr 10 Min. bis 9 Uhr 18 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.

In den Eiskasten gebracht. 9 Uhr 30 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gebracht. Im Laufe einer Stunde schwache Krümmung eingetreten.

Kontrollobjekte.

Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht, nach 45 Min. erster Beginn der Krümmung.

Versuch 9.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,5—2,0 cm). Temp. 24° C. Von 1 Uhr 40 Min. bis 1 Uhr 50 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.

In den Eiskasten gebracht. 2 Uhr 20 Min. herausgenommen, sofort auf den Klinostat gebracht und von Zeit zu Zeit beobachtet bis 5 Uhr. Keine Krümmung eingetreten.

Kontrollobjekte.

Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Im Laufe einer Stunde schwache, aber deutliche Krümmung.

Versuch 10.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1—2 cm). Temp. 22° C. Von 9 Uhr bis 9 Uhr 10 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 9 Uhr 45 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gebracht. Bis 12 Uhr 30 Min. beobachtet, keine deutliche Krümmung.	Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Schon nach 45 Min. die erste Andeutung der Krümmung eingetreten.

Versuch 11.

Etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 23° C. Von 9 Uhr bis 9 Uhr 8 Min heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 9 Uhr 35 Min. herausgenommen, möglichst schnell auf den Klinostat gebracht und dauernd beobachtet (Beobachtung bis 12 Uhr). Keine Krümmung.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Im Laufe einer Stunde schwache, aber deutliche Krümmung eingetreten.

Versuch 12.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 22° C. Von 8 Uhr 40 Min. bis 9 Uhr heliotropisch gereizt.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 10 Uhr 10 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. 11 Uhr 30 Min. schwache, aber deutliche Krümmung bemerkbar. 12 Uhr die Krümmung fortgeschritten.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Nach 45 Min. Krümmung deutlich.

Versuch 13.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 24° C. Von 1 Uhr 15 Min. bis 1 Uhr 35 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 3 Uhr 35 Min. herausgenommen und auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. Bis gegen Abend beobachtet. Keine Krümmung eingetreten.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Nach 40 Min. die Krümmung mehr oder weniger sichtbar.

Versuch 14.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—2,0 cm). Temp. 23° C. Von 8 Uhr 45 Min. bis 9 Uhr 10 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 11 Uhr 10 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. Bis 1 Uhr 10 Min. beobachtet. Keine eindeutige Krümmung.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Nach 40 Min. erster Beginn der Krümmung.



Versuch 15.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 23° C. Von 9 Uhr bis 9 Uhr 30 Min. heliotropisch induziert. (Noch keine Krümmung eingetreten.)

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 11 Uhr 30 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. Bis 2 Uhr 15 Min. von Zeit zu Zeit beobachtet. Keine allgemeine eindeutige Krümmung.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Nach 40 Min. beobachtet, Krümmungsbeginn allgemein.

Versuch 16.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 22° C. Von 8 Uhr 45 Min. bis 9 Uhr 15 Min. heliotropisch gereizt. (Krümmung noch nicht eingetreten.)

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 10 Uhr 45 Min. herausgenommen und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. Bis 1 Uhr 30 Min. von Zeit zu Zeit beobachtet. Keine allgemeine eindeutige Krümmung.	Auf dem Klinostaten im Dunkeln gedreht. Nach 40 Min. beobachtet. Krümmungsbeginn allgemein.

Versuch 17.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,5—2,0 cm). Temp. 24° C. Von 1 Uhr 45 Min. bis 2 Uhr 40 Min. heliotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung eingetreten.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 4 Uhr 40 Min. herausgenommen (Krümmung weder fortgeschritten noch ausgeglichen) und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gebracht. Kein Fortschreiten beobachtet. Bis um 7 Uhr von Zeit zu Zeit beobachtet. Fortschreiten der Krümmung fraglich.	Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln rotiert. Nach einer Stunde beobachtet, die Krümmung bedeutend fortgeschritten.

Versuch 18.

8 etiolierte *Avena*-Koleptile (1,0—1,5 cm). Temp. 24° C. Von 1 Uhr bis 1 Uhr 55 Min. heliotropisch induziert. Eine Andeutung von Krümmung ist eingetreten.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 3 Uhr 55 Min. herausgenommen (Krümmung weder fortgeschritten noch abgeklungen) und sofort auf dem Klinostaten in Rotation gesetzt. Bis gegen Abend von Zeit zu Zeit beobachtet, kein Fortschreiten.	Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln rotiert. Die Krümmung wurde fortwährend stärker, war aber gegen Abend wieder fast ausgeglichen.

Versuch 19.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 24° C. Von 1 Uhr bis 1 Uhr 55 Min. heliotropisch induziert. Erste Andeutung der Krümmung zu sehen.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 3 Uhr 55 Min. herausgenommen (Krümmung weder fortgeschritten noch ausgeglichen). Auf dem Klinostaten rotiert. Bis um 7 Uhr 10 Min. von Zeit zu Zeit beobachtet. Bei zwei Exemplaren schwaches Fortschreiten der Krümmung.	Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln rotiert. Die Krümmung wurde fortwährend stärker, war aber um 7 Uhr zum Teil wieder ausgeglichen.

Versuch 20.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm). Temp. 22° C. Von 1 Uhr 30 Min. bis 2 Uhr 40 Min. heliotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung eingetreten.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Im Eiskasten bis 5 Uhr 10 Min. (Krümmung weder fortgeschritten noch ausgeglichen). Auf dem Klinostaten gedreht. Bis 7 Uhr 20 Min. von Zeit zu Zeit beobachtet. Kein Fortschreiten der Krümmung konstatiert.	Sie dienten alle als Versuchsobjekte.

Versuch 21.

16 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,8 cm). Temp. 22° C. Von 11 Uhr 40 Min. bis 12 Uhr 45 Min. heliotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung eingetreten.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten gebracht. 3 Uhr 45 Min. herausgenommen (keine Veränderung in der Krümmung). Auf dem Klinostaten rotiert. Bis gegen Abend von Zeit zu Zeit beobachtet. Bei keinem einzigen Exemplar das Fortschreiten konstatiert.	Gleich auf dem Klinostaten im Dunkeln rotiert. Nach einer Stunde beobachtet, die Krümmung bedeutend fortgeschritten.

Versuch 22.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,5 cm), Temp. 20° C., für 10 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
In den Eiskasten vertikal gestellt. Nach 1 Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation dauerte 4 Std. Während dieser Zeit keine Krümmung.	Auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe einer Std. Krümmung eingetreten.

Versuch 23.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,5 cm), Temp. 21° C., für 25 Min. geotropisch induziert.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten vertikal gestellt. Nach 1 Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation dauerte 3 Std. Schon gegen Ende einer Std. Beginn der Krümmung eingetreten.	Auf dem Klinostaten gedreht. Nach 40 Min. Krümmung zu sehen.

Versuch 24.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,2 cm), Temp. 20° C., für 30 Min. geotropisch induziert.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten gebracht. Nach 2½ Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 1½ Std. Krümmung allgemein eingetreten.	Auf dem Klinostaten gedreht. Nach 30 Min. beobachtet. Krümmung deutlich.

Versuch 25.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,2 cm), Temp. 20° C., für 30 Min. geotropisch gereizt.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten gebracht. Nach 2½ Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation dauert 3 Std. Krümmung nur bei einigen Exemplaren ganz schwach eingetreten.	Auf dem Klinostaten gedreht. Nach 30 Min. beobachtet. Krümmung deutlich.

Versuch 26.

10 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,2 cm), Temp. 21° C., für 30 Min. geotropisch induziert.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten gebracht. Nach 3 Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation dauerte 4 Std. Keine deutliche Krümmung.	Auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 35 Min. deutliche Krümmung eingetreten.

Versuch 27.

10 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,5 cm), Temp. 21° C., für 50 Min. geotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung eingetreten.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten vertikal gestellt für 3 Std., dann herausgenommen (keine Veränderung in der Krümmungsphase) und auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 1½ bis 2 Std. schwaches Fortschreiten.	Auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe einer Std. Krümmung wesentlich fortgeschritten.

Versuch 28.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 1,5—2,0 cm), Temp. 20° C., für 50 Min. geotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung eingetreten.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten gestellt (Vertikalstellung), für 3 Std. Dann herausgenommen (kein Fortschreiten und auch kein Ausgleich während dieser Zeit) und auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation für 8 Std. fortgesetzt, aber kein Fortschreiten der Krümmung. Dieselbe gegen Ende dieses Zeitabschnittes allmählich verschwunden.	Auf dem Klinostaten gedreht. Für 8 Std. beobachtet. Die Krümmung fortwährend stärker geworden.

Versuch 29.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,2—2,5 cm), Temp. 22° C., für 45 Min. geotropisch induziert. Erste Andeutung der Krümmung eingetreten.

Partie I.	Partie II.
In den Eiskasten gebracht (vertikale Stellung). Nach 4 Std. herausgenommen (keine Veränderung) und auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation dauert 4½ Std. Kein Fortschreiten, sondern allmählich ausgeglichen.	Auf dem Klinostaten gedreht. Nach 30 Min. beobachtet, schon bedeutend fortgeschritten.

Aus den vorausgehenden Versuchen geht hervor, daß die Zeit des Abklingens von der Expositionszeit abhängig ist; jene ist um so länger, je länger die letztere ist. Wenn man z. B. eine Lupinenwurzel 8 Minuten lang, d. h. also während der Präsentationsdauer, geotropisch reizt, so wird die Nachkrümmungsfähigkeit in der Kälte nach einer halben Stunde erlöschen. Werden die Wurzeln jedoch 20—30 Minuten gereizt, so bleibt die Fähigkeit zur Nachkrümmung 2—3 Stunden erhalten. Wenn die Exposition noch länger dauert, sodaß eben eine Andeutung der Krümmung sichtbar wird, so erlischt die Fähigkeit der nachträglichen Krümmung erst nach ca. vier Stunden.

Bei den geotropischen Versuchen mit der Koleoptile von *Avena* zeigte es sich, daß die Zeit des Abklingens etwa eine halbe Stunde dauerte, wenn der Reiz acht Minuten lang einwirkte. Bei einer Exposition von 20—30 Minuten dauerte die Nachkrümmungsfähigkeit etwa 2 Stunden, bei einer Exposition von 45 Minuten (Reaktionszeitdauer) etwa 3—4 Stunden.

Bei *Avena* wurde auch festgestellt, binnen welcher Zeit heliotropische Reizvorgänge abklingen. Bei heliotropischen Reizvorgängen

sind etwas andere Verhältnisse gegeben, als bei geotropischen. Zunächst einmal kann die Größe des heliotropischen Reizes innerhalb weiter Grenzen variiert werden, was bei der geotropischen Reizung für gewöhnlich nicht geschieht. Wenn man außerdem berücksichtigt, daß dem geotropischen und heliotropischen Reiz verschiedene nicht vergleichbare Erregungen entsprechen, ist es begreiflich, daß sich diese beiden Vorgänge nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Im allgemeinen scheint bei heliotropischer Reizung die Zeit des Abklingens etwas kürzer auszufallen als bei der geotropischen. Es ergab sich z. B. aus meinen Versuchen, daß bei heliotropischer Induktionsdauer von 8 Minuten (Präsentationsdauer) der Reiz eine halbe Stunde, bei einer Induktion von 20—30 Minuten 1½ Stunde, und bei Induktion von Reaktionszeitdauer ca. 2—3 Stunden erhalten blieb.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Zeit des Abklingens eigentlich noch kürzer ist als 30 Minuten, wenn die Induktion die Dauer der Präsentationszeit gehabt hat. Doch läßt sich das nicht exakt beweisen, denn wenn man die Objekte noch kürzere Zeit in der Kälte läßt, so kann man nicht annehmen, daß sich während dieser Zeit die volle Kältewirkung hergestellt hat. Auch ist natürlich sehr schwer zu entscheiden, inwieweit der plötzliche Temperatursprung an der Wirkung der niederen Temperatur beteiligt ist[1]).

Es wäre von Interesse, auch bei den haptotropischen Erscheinungen der Ranken die Zeit des Abklingens zu bestimmen, es ruft jedoch in diesem Falle der Temperaturwechsel als solcher ein Einrollen der Ranken hervor und diese thermonastische Krümmung[2]) macht eine Ausdehnung unserer Versuche auf die Ranken unmöglich.

Anhangsweise seien hier noch einige Versuche mit *Tradescantia fluminensis* erwähnt, obwohl dieselben in keiner direkten Beziehung zu unserem Thema stehen. Ich hatte ursprünglich die Absicht, auch dieses Objekt in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen. Aber einige orientierende Versuche zeigten mir eine Tatsache, die zwar interessant ist, das Objekt jedoch für unsere Versuche untauglich macht. Ich gebe hier z. B. folgenden Versuch: drei *Tradescantia*-Stengel wurden in horizontaler Lage auf einem Kork befestigt und in eine feuchte Kammer gestellt. Als nach 2 Stunden

1) Über die Einwirkung von plötzlichem Temperaturwechsel vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 93. Dort auch Literatur.

2) Correns, Bot. Zeitg, 1896, S. 1.

eben die Krümmung begann, wurden sie in dem Eiskasten in vertikaler Lage aufgestellt. Nach 24 Stunden, während welcher Zeit keine weitere Krümmung eingetreten war, wurden sie herausgenommen und auf dem Klinostaten an horizontaler Achse in Rotation versetzt. Schon nach 3 Stunden zeigte sich eine deutliche Zunahme der Krümmung.

Ich schloß aus diesen und ähnlichen Versuchen anfangs, daß die Reaktionsfähigkeit bei diesen Objekten außerordentlich lange erhalten bliebe, denn es trat ja nach 2-stündiger geotropischer Induktion noch nach 24-stündigem Verweilen im Eiskasten Nachkrümmung ein. Ich fand jedoch bald, daß dies gar keine richtige Nachkrümmung war, sondern daß die Stengel auf dem Klinostaten immer starke Krümmungen zeigen, und zwar tritt die Krümmung entsprechend senkrecht zu der durch die Blätter gegebenen Ebene ein. Es geht also aus dieser Tatsache hervor, daß die Knoten der Stengel von *Tradescantia fluminensis* eine gewisse physiologische Dorsiventralität besitzen. *Tradescantia fluminensis* war aus diesem Grunde für meine Versuche nicht zu brauchen. Mit anderen Arten von *Tradescantia* habe ich entsprechende Versuche nicht angestellt.

II. Sauerstoffentziehung.

Methodik.

Ich hielt meine Objekte teils in luftverdünntem Raume, teils in einer Wasserstoffatmosphäre und bediente mich bei diesen Versuchen der üblichen Einrichtung, welche aus einem Rezipienten, einer Wasserstrahlluftpumpe, einem Manometer und einem Wasserstoffentwicklungsapparat besteht.

Als Rezipient für die Versuchsobjekte wurde meistenteils eine tubulierte Glasglocke von ca. 630 ccm Inhalt verwandt, deren obere Öffnung mit einem Kautschukstopfen verschlossen und deren unterer geschliffener Rand auf einer mattgeschliffenen Glasplatte mit Hilfe einer Mischung von Wachs, Kolophonium und etwas Vaseline luftdicht aufgesetzt wurde. Durch den Kautschukstopfen führte ein T-Rohr, an welches einerseits ein Manometer angeschlossen war, anderseits mittels eines Dreiweghahnes die Wasserstrahlluftpumpe und der Wasserstoffentwickler nebst seinen dazugehörigen Waschflaschen. Bei anderen Versuchen wurden anstatt der Glasglocke Glasflaschen gebraucht, welche mit Hilfe eines dickwandigen Gummischlauches mit den übrigen Teilen der Einrichtung verbunden werden konnten. Man konnte die Luft im Rezipienten bis auf 1 mm

Quecksilberdruck auspumpen. (Selbstverständlich wurde der Barometerstand sowie die der obwaltenden Temperatur entsprechende Wasserdampftension berücksichtigt.) Das Auspumpen der Glocke dauert etwa 12—15 Minuten. Durch mehrmaliges Evakuieren mit jedesmal folgendem Wasserstoffeinlassen läßt sich schließlich ein praktisch sauerstofffreier Raum herstellen.

Die Objekte wurden im allgemeinen gezogen und befestigt wie in den Versuchen mit Kälte. Als neues Objekt kamen die Keimpflanzen von *Helianthus* hinzu, welche folgendermaßen behandelt wurden: sie wurden in feuchten Sägespänen gezogen, dann sorgfältig abgewaschen, in der Wurzelregion mit feuchtem Fließpapier umwickelt und dann in einem kleinen Becherglase dicht an die Wand gedrückt. Dabei hielten sie sich sehr gut aufrecht. Sie wurden so orientiert, daß die Hauptnutationsebene senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen stand. Anfangs verwandte ich auch Kulturen in kleinen Töpfen, doch wurde diese Versuchsanordnung später verlassen, weil sich die Luft in der Erde und in dem porösen Ton erst durch langdauernde Evakuation entfernen läßt.

Die geo- resp. heliotropische Reizung wurde auf dieselbe Weise bewirkt, wie in den Versuchen mit Kälte. Der Rezipient mußte natürlich bei beiden Versuchsreihen mit schwarzem Tuch umwickelt werden.

Versuch 30.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 1,5—2,5 cm), Temp. 22° C., für 10 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke der Luftpumpe vertikal gestellt. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 30 Min. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Die Rotation dauerte 3 Std. Keine Reaktion eingetreten.	Auf dem Klinostaten gedreht. Schon nach 50 Min. die Reaktion sichtbar.

Versuch 31.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,2 cm), Temp. 19,8° C., für 10 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke gebracht (vertikale Stellung), Evakuation bis auf 1,5 mm (12 Min. nötig für die Operation). Darauf 30 Min. in diesem Zustande gelassen. Dann herausgenommen und auf dem Klinostaten gedreht. Die Rotation dauerte 3 Std. Reaktion tritt nicht ein.	Gleich auf dem Klinostaten gedreht. Nach 45 Min. begann die Reaktion.

Versuch 32.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge durchschnittlich 2,0 cm), Temp. 20° C., für 20 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke des Apparates in vertikale Stellung gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach Ablauf von 30 Min. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Die Rotation dauerte 3 Std. Die Reaktion wurde schon im Laufe einer Std. sichtbar und war nach 3 Std. noch vorhanden.	Gleich auf dem Klinostaten gedreht. Nach 40 Min. wurde die Reaktion sichtbar.

Versuch 33.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 2,0—2,2 cm), Temp. 20—20,5° C., für 25 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke des Apparates in vertikale Lage gestellt. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach Ablauf von $1^1/_2$ Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten während 3 Std. gehalten, keine Reaktion eingetreten.	Auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 35 Min. die Reaktion deutlich.

Versuch 34.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 1,5—2,2 cm), Temp. 20° C., für 30 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke des Apparates in vertikale Lage gestellt. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach Ablauf von 2 Std. herausgenommen. Auf dem Klinostaten auf die Reaktion geprüft. Während 3-stünd. Rotation keine Reaktion.	Auf dem Klinostaten im Laufe von 30 Min. die Reaktion schon ziemlich fortgeschritten.

Versuch 35.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 1,5—2,0 cm), Temp. 22° C., für 45 Min. geotropisch induziert. Die Krümmung hat angefangen.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke in vertikale Stellung gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 2 Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Die Rotation dauerte 3 Std., während welcher Zeit kein Fortschreiten der Krümmung eintrat.	Auf dem Klinostaten gedreht. Das Fortschreiten der Krümmung deutlich zu verfolgen.

Versuch 36.

8 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Wurzellänge 1,5—2,5 cm), Temp. 22° C., für 50 Min. geotropisch induziert. Der Beginn der Krümmung.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke der Luftpumpe vertikal gestellt. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 2 Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Die Rotation dauerte 3 Std., während welcher Zeit kein deutliches Fortschreiten der Krümmung eintrat.	Auf dem Klinostaten gedreht. Das Fortschreiten der Krümmung deutlich zu verfolgen.

Versuch 37.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm), Temp. 20° C., für 10 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm (die Operation nahm 12 Min. in Anspruch). 15 Min. darauf wurden die Objekte in Luft gebracht und auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 3 Std. trat zum Teil schwache Krümmung ein.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Nach Ablauf von 45 Min. die Andeutung der Krümmung sichtbar.

Versuch 38.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm), Temp. 20° C., für 10 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 2 mm. Nach 20 Min. herausgenommen und auf dem Klinostaten 2½ Stunden gedreht. Während dieser Zeit keine Krümmung.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Nach Ablauf von 50 Min. trat die Krümmung ein.

Versuch 39.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,5 cm), Temp. 20° C., für 20 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter die Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 2 mm. Nach 1 Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten 3 Std. rotiert. Krümmung nicht eingetreten.	Gleich auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 30 Min. die Krümmung eingetreten.

Versuch 40.

4 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm), Temp. 23° C., für 25 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 3 mm. Nach 1 Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Im Laufe von 2 Std. schwache, aber deutliche Krümmung eingetreten.	Sämtliche Objekte als Versuchspflanzen vergewendet.

Versuch 41.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 20° C., für 30 Min. geotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke vertikal gestellt. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 1 Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Rotationsdauer 3½ Std. Keine eindeutige Krümmung.	Gleich auf dem Klinostaten gedreht. Im Laufe von 30 Min die Krümmung schon stark eingetreten.

Versuch 42.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,8 cm), Temp. 20° C., für 60 Min. geotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke vertikal gestellt. Die Evakuation erfolgte bis auf 1,5 mm. Nach 1 Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten gedreht. Das Fortschreiten der Krümmung war deutlich zu verfolgen.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Die Krümmung schritt dauernd fort. Nach 5 Std. war dieselbe wieder fast ausgeglichen.

Versuch 43.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 20° C., für 48 Min. geotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 2 Std. herausgenommen und gleich auf dem Klinostaten 3 Std. rotiert. Während dieser Zeit kein Fortschreiten der Krümmung konstatiert.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Die Krümmung schritt dauernd fort. Nach ca. 5 Std. war das Objekt wieder gerade.

Versuch 44.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 20° C., für 50 Min. geotropisch induziert. Erster Beginn der Krümmung.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach $1^1/_2$ Std. herausgenommen und auf dem Klinostaten rotiert. Rotationsdauer 3 Std. Während dieser Zeit kein Fortschreiten der Krümmung konstatiert.	Sämtliche Objekte als Versuchsobjekte angewendet.

Versuch 45.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 19° C., für 8 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm (die Operation nahm 11 Min. in Anspruch). 15 Min. darauf wurden die Objekte in Luft gebracht und auf dem Klinostaten $2^1/_2$ Std. rotiert. Zum Teil trat schwache Krümmung ein.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Nach 45 Min. war die Krümmung eingetreten.

Versuch 46.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 19° C., für 8 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Lage gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm (die Operation nahm 12 Min. in Anspruch). Nach 25 Min. wurden die Objekte herausgenommen und auf dem Klinostaten 3 Std. rotiert. Keine Reaktion.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Nach 45 Min. die Krümmung eingetreten.

Versuch 47.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 20° C., für 25 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Stellung gebracht. Evakuation bis auf 2 mm. Nach 1 Std. herausgenommen und 3 Std. auf dem Klinostaten rotiert. Während dieser Zeit keine Reaktion eingetreten.	Gleich auf dem Klinostaten rotiert Nach 30 Min. Beginn der Krümmung beobachtet.

Versuch 48.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 22° C., für 30 Min. heliotropisch induziert.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Stellung gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 1 Std. herausgenommen und 3 Std. auf dem Klinostaten rotiert. Keine Krümmung beobachtet.	Sämtliche Objekte als Versuchsobjekte gebraucht.

Versuch 49.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,2—1,5 cm), Temp. 18° C., für 55 Min. heliotropisch induziert. Die erste Andeutung der Krümmung sichtbar.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Stellung gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach $1^{1}/_{2}$ Std. befreit (keine Veränderung). Gleich auf dem Klinostaten rotiert. Nach Ablauf von 1 Std. zeigte sich die Krümmung ganz schwach verstärkt. Nach 2 Std. keine wesentliche Veränderung.	Verstärkung der Krümmung beobachtet.

Versuch 50.

8 etiolierte *Avena*-Koleoptile (1,0—1,2 cm), Temp. 20° C., für 60 Min. heliotropisch induziert. Erste Andeutung der Reaktion eingetreten.

Versuchsobjekte.	Kontrollobjekte.
Unter der Glasglocke in vertikale Stellung gebracht. Evakuation bis auf 1,5 mm. Nach 2 Std. herausgenommen (keine Veränderung). Im Laufe von $1^{1}/_{2}$—$3^{1}/_{2}$ Std. ab und zu beobachtet, aber kein Fortschreiten der Krümmung bemerkt.	Sämtliche Objekte dienten als Versuchsobjekte.

Die oben mitgeteilten Versuche lassen ein ganz ähnliches Resultat erkennen, wie diejenigen in der Kälte. Der Reiz klingt um so rascher ab, je kürzere Zeit die Objekte vorher induziert waren. Werden Keimlinge von *Lupinus* 8—10 Minuten geotropisch induziert, so erlischt die Nachwirkungsfähigkeit der Wurzel im sauerstofffreien Raume etwa nach 30 Minuten; dauert die Induktion 20 bis 30 Minuten, so bleibt die Nachwirkungsfähigkeit $1^{1}/_{2}$—2 Stunden und bei einer Exposition bis zur Reaktionsdauer etwas mehr als 2 Stunden erhalten.

Für die Koleoptile von *Avena* sind die entsprechenden Werte im ersten Falle etwas weniger als 30 Minuten, im zweiten etwa 1 Stunde, im dritten $1^{1}/_{2}$ Stunden.

Bei den heliotropischen Versuchen mit der Koleoptile von *Avena* blieb die Nachwirkungsfähigkeit erhalten nach einer Exposition von

Präsentationszeitdauer (8—10 Minuten) . .	1/4 – 1/2 Stunde
20—30 Minuten	1 „
Reaktionszeitdauer (etwa 50—60 Minuten) .	1 1/2 „

Vergleicht man die bei den geotropischen und heliotropischen Versuchen festgestellten Werte, so sieht man, daß sie ungefähr gleich groß sind. Höchstens macht es den Eindruck, als ob sie bei den heliotropisch gereizten Objekten kleiner seien.

Auffallend ist es, daß die Nachwirkungsfähigkeit im allgemeinen im sauerstofffreien Raume rascher verloren geht wie in der Kälte.

Ein gewisses Interesse besitzen die Versuche, die ich mit *Helianthus*-Keimlingen angestellt habe. *Helianthus*-Keimlinge können bekanntlich eine Zeitlang in sauerstofffreiem Raume wachsen. Wieler[1]), der bekanntlich die Grenzwerte für verschiedene Objekte bestimmt hat, konnte bei *Helianthus* überhaupt keine untere Grenze feststellen. Es liegt also jedenfalls für *Helianthus* die untere Sauerstoffgrenze für das Wachstum sehr tief. Dementsprechend fand Correns[2]), daß auch für die geotropische Krümmung bei *Helianthus* die untere Sauerstoffgrenze sehr tief lag. Die Keimlinge wiesen z. B. noch nach fünfmaliger Evakuation mit darauf folgendem Einleiten von Wasserstoff geotropische Krümmungen auf. Ich konnte bei meinen Versuchen mit *Helianthus* dieses Resultat durchaus bestätigen. Praktisch ist also Längenwachstum und Aktionsfähigkeit durch Sauerstoffentziehung nicht zum Stillstand zu bringen, und aus diesem Grunde sind selbstverständlich die *Helianthus*-Keimlinge für unsere Versuche nicht brauchbar, wenigstens für die geotropischen. Anders liegt die Sache bei dem Heliotropismus. Die heliotropische Krümmung tritt unterhalb 7 mm Druck nie ein. In möglichst sauerstofffrei gemachtem Raume kann man *Helianthus*-Keimlinge mehrere Stunden lang dem Lichtreiz aussetzen, ohne daß die geringste Reaktion eintritt. Ein Versuch möge hierfür als Beispiel dienen. Nach dreimaligem Evakuieren und darauf folgendem Einleiten von Wasserstoff zeigten die Keimlinge nach vierstündiger Beleuchtung

---

1) A. Wieler, Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Untersuch. a. d. Bot. Institut zu Tübingen, Bd. I, 1883, Heft 2.

2) C. Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora, 1892, S. 87. — A. Nabokich, Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 19, S. 222, 1901.

mit Auerlicht (Lampenabstand 25 cm, Wassercüvette zwischen Lichtquelle und Objekt) keine Spur von Krümmung. Nachdem aber bei fortgesetzter Beleuchtung Luft eingeleitet war, traten nach $1^1/_2$ Stunden deutliche Krümmungen ein.

Es ist selbstverständlich, daß eine Reaktion nur eintreten kann bei Wachstumsfähigkeit. Ob aber umgekehrt Aktionsfähigkeit auch immer bestehen muß, wenn Wachstumsfähigkeit vorhanden ist, ist nicht ohne weiteres selbstverständlich. In den meisten Fällen trifft das ja zu. Das Vorhandensein der Wachstumsfähigkeit schließt ohne weiteres das Vorhandensein der Aktionsfähigkeit ein. Im vorliegenden Falle wissen wir nun, daß zwar das Längenwachstum im Vakuum noch vor sich geht, aber die Reaktion unterbleibt. Es liegt also die Vermutung nahe, daß die Störung nicht die letzten Teile der Reizkette betrifft. Da nun anderseits die Objekte, welche bei Sauerstoffabwesenheit heliotropisch induziert wurden, nachher schneller reagierten als solche Objekte, welche von Anfang an sich in Luft befunden hatten, hat es den Anschein, als ob einige anfängliche Glieder der heliotropischen Reizkette schon abgelaufen waren. Ich habe leider versäumt, die Nachwirkung auf dem Klinostaten zu prüfen. Es hätte sich so wahrscheinlich noch deutlicher herausgestellt, daß der Reiz vorher perzipiert worden ist. Man kann also wohl annehmen, auf Grund der vorhergehenden Erörterungen, daß die Unterdrückung der heliotropischen Reaktion nicht auf einer Störung der Anfangs- und Endglieder der Reizkette beruht, sondern daß irgend welche mittleren Glieder durch die Sauerstoffentziehung ausgeschaltet werden[1]).

III. Narkotika.

Die verschiedenen Narkotika scheinen sich für unsere Zwecke als besonders geeignete Mittel darzubieten. Sie haben ja bekanntlich die Eigenschaft, daß sie in geringen Konzentrationen physiologische Vorgänge lähmen können, die dann nach Entfernung des Narkotikums wieder vonstatten gehen. Bei zunehmender Konzentration macht sich jedoch eine schädliche Wirkung bemerkbar, sie wirken sogar dann tödlich auf den Organismus. Es schien also besonders bequem in unseren Versuchen, Pflanzen nach der Reizinduktion unter die Wirkung narkotischer Substanzen zu setzen, um so zu prüfen, wie lange die Reizzustände erhalten blieben.

1) Vgl. dazu auch Correns, a. a. O., S. 139.

Es wurden nur Versuche mit Äther angestellt. Die Versuchsobjekte wurden unter Glasglocken gebracht, deren abgeschliffener Rand mittels Glyzerin auf geschliffene Glasscheiben gedichtet wurde. In jede Glasglocke wurde zunächst eine Glasschale mit möglichst großem Durchmesser gesetzt, in welcher sich Ätherwasser von bestimmter Konzentration befand. Auf diese Weise wurde (vorausgesetzt, daß die Temperatur konstant blieb) eine bestimmte Ätherdampftension erzielt, die nach der Konzentration der Ätherlösung verschieden war. Außerdem wurden je nach Bedürfnis Glaszylinder oder Cüvetten mit eingeschliffenem Deckel verwandt, in die das Ätherwasser gegossen wurde. Bei einigen Versuchen wurden die Objekte direkt in Ätherwasser getaucht, eine Versuchsanordnung, die in der Regel besonders wirksam war. Nachdem ich aber festgestellt hatte, daß die geotropischen Vorgänge überhaupt im Wasser schlechter vor sich gehen, wurde der Ätherdampf bevorzugt. Derartigen Versuchen, welche, wie gesagt, recht aussichtsvoll schienen, stellten sich jedoch eigentümliche Schwierigkeiten in den Weg, so daß es mir nicht gelingen wollte, die Zeit des Abklingens unter Ätherwirkung zu bestimmen. Ich mußte nämlich oft die unangenehme Beobachtung machen, daß eine unschädliche Dosis die Reaktion nicht zu hemmen vermochte, und daß eine stärkere Dosis zwar die Reaktion hemmte, aber auch das Objekt schädigte. Außerdem waren die Resultate außerordentlich widersprechend, ich habe infolgedessen keine recht befriedigenden Ergebnisse erhalten und muß mich im folgenden nur darauf beschränken, einige Beobachtungen über die Beeinflussung geotropischer Reizvorgänge durch Äther mitzuteilen.

Es liegen nur wenig Angaben über die Einwirkung narkotischer Substanzen auf tropistische Reizvorgänge vor. Czapek hat Chloroform und Äther geprüft und gefunden, daß diese Substanzen die geotropische Reaktion schneller schwächen als die geotropische Empfindlichkeit. Von mir wurden eine Reihe von Versuchen mit Lupinenwurzeln, *Avena*-Keimlingen und *Helianthus*-Keimlingen angestellt. Hier soll nur auf zwei Versuche mit *Helianthus* eingegangen werden, die ein gewisses Interesse darboten.

Versuch.

Helianthus-Hypokotyle (ca. 3 cm). 11 Uhr 40 Min. horizontal gelegt in Luft unter einer Glocke. 12 Uhr 15 Min. in Ätherdampf (2%-ige Lösung) gebracht und vertikal gestellt. (Die geotropische Induktion dauerte 35 Min.) Um 1 Uhr war die Nachwirkung eingetreten.

Versuch.

Helianthus-Hypokotyle (ca. 3 cm). 11 Uhr 30 Min. über 2%-igem Ätherwasser horizontal gelegt. Um 3 Uhr 50 Min. untersucht (also nach 4 Std. 20 Min.).

Wachstum während dieser Zeit 0,5 mm pro 2 cm (durchschnittlich). In dem ungefähr 1 cm unter der Ansatzstelle der Kotyledonen liegenden Teile am kräftigsten gewachsen, aber keine Reaktion.

Aus diesen und ähnlichen Versuchen kann man wohl schließen, daß irgend welche mittleren Glieder der Reizkette affiziert sind.

Eine weitere Frage war die, ob narkotische Prozesse durch das Licht modifiziert werden, da bekanntlich Josing[1]) die merkwürdige Tatsache gefunden hat, daß die Protoplasmaströmung durch Äther und Chloroform nur im Dunkeln sistiert, im Licht aber wieder erweckt wird. Es wurden dementsprechend Versuche angestellt, um zu ermitteln, ob die geotropischen Vorgänge durch den Äther im Dunkeln anders als im Lichte beeinflußt werden. Eine ganz ähnliche Frage hatte Rothert[2]) bei den lokomotorischen Reizbewegungen aufgeworfen. Er fand, daß Licht und Dunkelheit hier keinen Einfluß auf die Ätherwirkung haben. Meine Resultate sind ebenfalls negativ ausgefallen. Ich habe Lupinenwurzeln in verschieden konzentriertem Ätherdampf (1/2, 1, 2, 3, 5% Ätherwasser) teilweise im Licht, teilweise im Dunkeln gehalten, aber keine nennenswerten Unterschiede beobachtet.

IV. Mechanische Hemmung.

Methodik.

Bei diesen Versuchen wurden zwei verschiedene Wege eingeschlagen. Erstens wurde die Krümmung zunächst allein gehindert, während das Längenwachstum noch ermöglicht war, und zweitens wurde sowohl das Längenwachstum als auch die Krümmung aufgehoben.

Um die erste Bedingung zu erfüllen, kann man die Versuchsobjekte in Glasröhren schieben, wie es Czapek[3]) seinerzeit gemacht hat. Ich habe die Krümmungen dadurch gehemmt, daß die Wurzeln zwischen Glasplatten geklemmt wurden. Das wurde etwa

1) E. Josing, Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Lichte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901, S. 198.

2) W. Rothert, Über die Wirkung des Äthers und Chloroforms auf die Reizbewegungen der Mikroorganismen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1903, S. 1.

3) F. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895, S. 279.

folgendermaßen ausgeführt: es wurden zwei Objektträger mittels eines Paares Gummibänder zusammengehalten. Zwischen beide Platten wurden kleine hölzerne Keile eingeschoben und zwar einer an der einen Schmalseite und zwei an den Ecken der Längsseiten. Durch geeignete Einstellung der Keile kann der Zwischenraum zwischen den Platten beliebig reguliert werden. Die Versuchsobjekte, welche hier hauptsächlich aus Lupinenwurzeln bestanden, wurden so in diesen Zwischenraum gelegt, daß sie dicht den Platten anlagen, ohne gedrückt zu werden. Ein Paar Objektträger wurde nur für eine Wurzel gebraucht (vgl. Fig. 1). Diese Methode hat, wie ich glaube, den Vorzug vor der Glasröhrchenmethode, daß die Wurzeln bis zur Spitze festgehalten waren und sich nur in seitlicher Richtung bewegen konnten, während in den Glasröhren die konische Spitze genug Spielraum zur Krümmung findet. Nicht selten fand eine seitliche Krümmung statt. Man muß deshalb mit viel Material arbeiten, um tadellose Exemplare auswählen zu können. Tuschemarken auf der Glasplatte gestatten den gesamten Zuwachs während der Versuche zu verfolgen. Die Kotyledonen wurden mit feuchtem Fließpapier umwickelt.

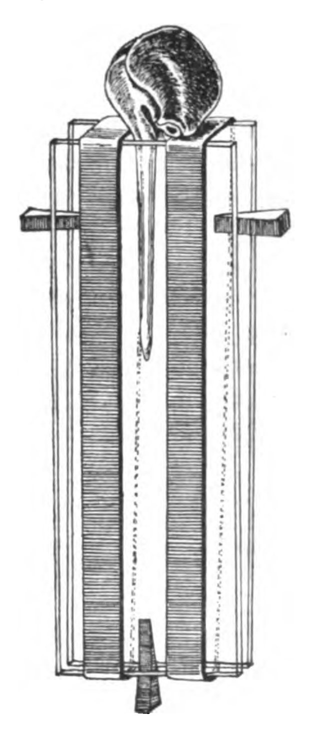


Fig. 1.

Serien derartig eingeklemmter Wurzeln wurden in feuchten Sägespänen horizontal gelegt und längere oder kürzere Zeit dem Schwerkraftsreiz ausgesetzt. Dann wurden die Präparate herausgenommen und, nachdem der Zuwachs gemessen war, in vertikaler Lage wieder in Sägespäne gesteckt. Selbstverständlich wurde beim Exponieren die Orientierung der Objekte genau notiert. Nach Verlauf verschiedener Zeitabschnitte wurden dann die Wurzeln aus ihrem Verband befreit, auf den Klinostaten gebracht und von Zeit zu Zeit auf das Eintreten einer Nachwirkungskrümmung geprüft.

Wenn die Wurzeln sowohl an der Krümmung als auch am Längenwachstum gehindert werden sollten, wurden sie eingegipst[1]).

1) Näheres über die Methode vgl. Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung, S. 6 u. f., 223.

Die Objekte wurden zwischen zwei Glasplatten gelegt und der Zwischenraum mit Gipsbrei ausgefüllt. Nachdem derselbe erstarrt war, wurde das Ganze ins Wasser gelegt, so daß die Glasplatten leicht entfernt werden konnten. Zum Teil wurden die Wurzeln auch in kleinen Papierzylindern eingegipst.

Solche eingegipsten Versuchsobjekte wurden eine bestimmte Zeitlang horizontal gelegt und dann entweder vertikal in feuchte Sägespäne gestellt oder auf dem Klinostaten gedreht. Nach verschiedenen Zeitintervallen wurden dann die Wurzeln vorsichtig aus dem Gips genommen und auf dem Klinostaten zur Prüfung der Nachwirkung in Rotation versetzt.

Die Perzeptionsfähigkeit wird durch das Eingipsen gar nicht beeinträchtigt, auch tritt sofort nach dem Entgipsen normales Wachstum wieder ein, da ja die Wurzeln nur kurze Zeit im Gips verweilten.

Versuch 51.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 18° C. Für 12 Min. geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander von den Glasplatten befreit und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachkrümmung geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	½ Std.	+
II. „	1 „	±
III. „	1½ „	—

Versuch 52.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 20° C. Für 10 Min. geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander von den Glasplatten befreit und bei der weiteren Rotation des Klinostaten auf die Nachwirkung geprüft.

	befreit nach	Nachkrümmung
I. Partie	½ Std.	+
II. „	1 „	+
III. „	1½ „	—
IV. „	2 „	—

Versuch 53.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 18° C. Für 25 Min. geotropisch induziert. Rotation auf dem Klinostaten. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander von den Glasplatten befreit und bei der weiteren Rotation auf die Nachkrümmung geprüft.

	befreit nach	Nachkrümmung
I. Partie	1 Std.	+
II. „	2 „	+
III. „	3 „	+
IV. „	4 „	—

Versuch 54.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 18° C. Für 25 Min. geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander von den Glasplatten befreit und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachkrümmung geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	1 Std.	+
II. „	2 „	+
III. „	3 „	+
IV. „	4 „	—

Versuch 55.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 18° C. 30 Min. lang geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander von den Glasplatten befreit und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachkrümmung geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	2 Std.	+
II. „	3 „	+
III. „	4 „	±
IV. „	5 „	—

Versuch 56.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 18° C. Geotropische Induktion 60 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte nacheinander von den Glasplatten befreit und bei der weiteren Rotation des Klinostaten auf die Reaktion geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	2 Std.	+
II. „	4 „	+
III. „	6 „	—
IV. „	8 „	—

Versuch 57.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden zwischen Glasplatten gesetzt. Temp. 20° C. Für 50 Min. geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander befreit und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Reaktion geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	2 Std.	+
II. „	4 „	+
III. „	6 „	—

Versuch 58.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 20° C. Für 10 Min. geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei weiterer Rotation des Klinostaten auf die Reaktion geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	½ Std.	+
II. „	1 „	+
III. „	1½ „	—

Versuch 59.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 18° C. Für 12 Min. geotropisch induziert. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte nacheinander befreit und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Reaktion geprüft.

	befreit nach	Reaktion
I. Partie	½ Std.	+
II. „	1 „	±
III. „	1½ „	—

Versuch 60.

12 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 20° C. Geotropische Induktion 25 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei weiterer Rotation auf dem Klinostaten auf die Reaktion geprüft.

	entgipst nach	Reaktion
I. Partie	1 Std.	+
II. „	2 „	+
III. „	3 „	+
IV. „	4 „	+

Versuch 61.

10 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 18° C. Geotropische Induktion 30 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei weiterer Rotation auf dem Klinostaten auf die Reaktion geprüft.

	entgipst nach	Reaktion
I. Partie	1 Std.	+
II. „	2 „	+
III. „	3 „	+
IV. „	4 „	±
V. „	5 „	—

Versuch 62.

10 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 20° C. Geotropische Induktion 50 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachwirkung geprüft.

	entgipst nach	Reaktion
I. Partie	2 Std.	+
II. „	4 „	+
III. „	6 „	±
IV. „	7 „	—
V. „	8 „	—

Versuch 63.

9 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 20° C. Geotropische Induktion 60 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachwirkung geprüft.

	entgipst nach	Reaktion
I. Partie	3 Std.	+
II. „	6 „	+
III. „	8 „	—

Versuch 64.

9 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 20° C. Geotropische Induktion 60 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachkrümmung geprüft.

	entgipst nach	Reaktion
I. Partie	3 Std.	+
II. „	6 „	+
III. „	8 „	—

Versuch 65.

9 Keimwurzeln von *Lupinus albus* (Länge 2,0—2,5 cm) wurden eingegipst. Temp. 20° C. Geotropische Induktion 60 Min. Dann auf dem Klinostaten rotiert. In bestimmten Zeitintervallen wurden die Objekte hintereinander entgipst und bei der weiteren Rotation auf dem Klinostaten auf die Nachkrümmung geprüft.

	entgipst nach	Reaktion
I. Partie	4 Std.	+
II. „	7 „	±
III. „	8 „	—

Die gewonnenen Resultate lassen sich etwa in folgender Tabelle zusammenstellen:

Material: Keimwurzel von *Lupinus albus*.

	Induktionsdauer	Abklangszeit
Zwischen Glasplatten gelegte Exemplare .	Präsentationszeitdauer (durchschn. 8—10 Min.)	1—1½ Std.
Eingegipste Exemplare		1½ „
Zwischen Glasplatten gelegte Exemplare .	20—30 Min.	3—4 „
Eingegipste Exemplare		ca. 5 „
Zwischen Glasplatten gelegte Exemplare .	Reaktionszeitdauer (durchschn. 45—60 Min.)	„ 5—6 „
Eingegipste Exemplare		„ 6—8 „

Auch hier ist es ersichtlich, daß die Zeit des Abklingens eine Funktion der Induktionsdauer ist. Dabei wird in den eingegipsten Exemplaren die induzierte Reizkonstellation länger als in den zwischen Glasplatten gelegten erhalten.

Es wurden noch einige orientierende Versuche angestellt, um zu ermitteln, welchen Einfluß die Temperatur bei diesen Versuchen mit mechanischer Hemmung hat. Ein Teil wurde bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (ca. 20° C.) gelassen, ein anderer in höhere, bis auf 35° C. steigende Temperaturen gebracht. Die Resultate dieser Experimente erweckten den Eindruck, als ob die induzierten Vorgänge bei höherer Temperatur schneller verklingen, als bei gewöhnlichen Zimmertemperaturen. Doch waren die Werte, die ich fand, so außerordentlich verschieden, daß es mir nicht lohnend schien, diese Frage weiter zu verfolgen.

Allgemeine Betrachtungen und Schlußfolgerungen.

Wenn wir die Resultate der vorliegenden Arbeit übersehen, so läßt sich zunächst der allgemeine Satz aufstellen, daß die Zeit des Abklingens um so länger dauert, je länger die Induktion dauert. Wenn es nun auch gewisse Schwierigkeiten macht, diese Abhängigkeit zahlenmäßig genau festzustellen oder graphisch auszudrücken, so macht sie sich doch überall im großen und ganzen bemerkbar. Verhältnismäßig lange war die Zeit des Abklingens bei den Exemplaren, welche auf Präsentationszeitdauer exponiert waren, gegenüber denen, welche länger exponiert wurden, und zwar traf dies nicht nur in der Kälte, sondern auch bei Sauerstoffabschluß und bei mechanischer Hemmung zu. Dies stimmt gut mit dem Befunde Bachs[1]) überein, daß eine länger als die Präsentationszeitdauer währende Exposition die Reaktionszeit nicht zu verkürzen vermag.

Vergleichen wir die verschiedenen Einflüsse, welchen die helio- oder geotropisch induzierten Pflanzen unterworfen wurden, so sehen wir, daß im allgemeinen bei Sauerstoffabschluß die induzierte Konstellation am kürzesten erhalten bleibt. Die mechanische Hemmung konserviert die Nachkrümmungsfähigkeit am längsten. In der Mitte ungefähr steht die Wirkung der Kälte. Vergleichen wir Geotropismus und Heliotropismus, so wurde im allgemeinen bei beiden der Reizzustand etwa in gleicher Weise unter dem Einfluß der

---

1) H. Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußeren Faktoren. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907, S. 57.



verschiedenen äußeren Bedingungen erhalten. Nur gelegentlich machte es den Eindruck, als ob der heliotropische Reizzustand etwas rascher verschwände.

Im folgenden möchte ich von ganz allgemeinen reizphysiologischen Gesichtspunkten aus zu diskutieren versuchen, in welcher Weise das allmähliche Ausklingen von Reizzuständen aufzufassen ist.

Nehmen wir eine geotropisch sensible Wurzel, etwa von *Lupinus albus*, als Beispiel und verfolgen wir den Verlauf der geotropischen Vorgänge. Wenn eine solche Wurzel horizontal gelegt wird, so wird sie durch die Schwerkraft gereizt. An die Reizaufnahme schließt sich eine Reihe innerer Veränderungen, welche ohne ein äußerliches Zeichen sich ruhig weiter entwickeln, bis schließlich auch äußerlich der Effekt mit dem Eintreten der Krümmung sichtbar wird. Das erste Anzeichen, daß die Spitze sich krümmen wird, ist in einer asymmetrischen Formänderung der kegelförmigen Wurzelspitze gegeben. Die untere Flanke wird flacher und flacher, während die obere stärker konvex wird. Ich habe diese Formänderung regelmäßig beobachten können. Dann erst tritt die eigentliche Krümmung ein, die mit der Zeit immer mehr bemerklich wird. Wird nun die Wurzel in dieser Lage gelassen, so wird die Krümmung durch Wachstum fixiert. Wenn dagegen die Wurzel, so lange sich die krümmende Region noch in wachstumsfähigem Zustande befindet, auf dem Klinostaten in horizontaler Lage rotiert, d. h. also, wenn der ursprüngliche Reiz eliminiert wird, so geht jetzt die Krümmung allmählich zurück und verschwindet schließlich, so daß die Wurzel wieder ganz gerade wird. Man bezeichnet dieses Streben, die ursprünglich gerade Richtung wieder herzustellen, als Rektipetalität (Vöchting)[1]) oder Autotropismus (Pfeffer)[2]). Die Zeit, innerhalb welcher sich der anfängliche Zustand wiederherstellt, ist ziemlich verschieden, aber in der Regel viel größer, als die Zeit, innerhalb welcher die Krümmung sich vollzog. Prinzipiell gilt das gleiche mutatis mutandis für andere Objekte und auch für andere Tropismen, wenn auch Einzelheiten, wie z. B. das habituelle Bild beim Eintreten der Krümmung usw., nicht gleich zu sein brauchen.

Der Vorgang der Rückkehr in die Ausgangsstellung muß nun als ein aktives Streben oder mit anderen Worten ebenfalls als ein

1) H. Vöchting, Bewegungen der Blüten und Früchte, 1882, S. 31 u. 192.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 595, 1904.

Reizvorgang aufgefaßt werden. Czapek[1]) konnte nämlich feststellen, daß die Streckung niemals einfach durch das wiedereintretende überall gleichmäßige Längenwachstum erzielt wurde, sondern durch ein ungleichmäßiges Wachstum der Flanken, welches genau im entgegengesetzten Sinne wie bei der ursprünglichen Reizkrümmung vor sich ging. Jedes Pflanzenorgan strebt also aktiv dahin, seine ursprüngliche Richtung und Form zu erhalten. Man muß dementsprechend annehmen, daß auch während des Verlaufes des Reizvorganges, der eine Richtungsänderung eines Pflanzenorganes vorbereitet, diese antagonistischen Gegenbestrebungen vorhanden sind, daß sie aber durch den momentan dominierenden stärkeren Reiz an ihrer vollen Entfaltung verhindert werden. Sie treten aber in Kraft, wenn, wie an den Klinostaten, die Reizlage wieder geändert wird.

Es würde sich also um ein System von zwei antagonistischen Vorgängen handeln, auch bei der normalen Krümmung. Inwieweit diese nun als Differenzwirkung dieser beiden Bestrebungen aufzufassen ist, oder inwieweit sich beide etwa auch qualitativ beeinflussen, wollen wir ganz dahingestellt sein lassen. Ich wollte nur betonen, daß hier zwei Vorgänge vorliegen, von denen der eine zwar durch den anderen bedingt wird, aber doch einen eben so selbständigen Vorgang darstellt wie jener.

Wir dürfen uns also vielleicht vorstellen, daß ebenso wie der sichtbare Effekt des Reizvorganges auch die übrigen Teilprozesse der Reizkette von antagonistischen Vorgängen begleitet werden, welche unter besonderen Bedingungen jene zum Verschwinden bringen können. Wenigstens ist allgemein festgestellt, daß jede Phase jeder Zeit wieder rückgängig zu machen ist. Man kann sogar diese Fähigkeit, nach einer Reizung in den anfänglichen Zustand zurückzukehren, als eine spezifische Eigenschaft der Organismen ansprechen, die insofern auch nützlich ist, als dadurch der reizempfängliche Zustand der Organe wieder hergestellt wird. Für alle im Organismus verlaufenden Veränderungen gilt das jedoch nicht. Ich erinnere nur an die Entwicklungsvorgänge.

Wenn wir nun von solchen Gesichtspunkten aus das Abklingen induzierter Reizvorgänge betrachten, so kommen wir zu der Vorstellung, daß es nicht ein einfaches Erlöschen ist, bei welchem der

1) Czapek, Untersuchungen über Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, S. 314, 1895.

Organismus sich rein passiv verhält, sondern daß es durch eine aktive Gegenwirkung des Organismus bedingt wird. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß dabei auch rein physikalische oder chemische Momente eine gewisse Rolle spielen. Wenn man z. B. einen Pflanzenteil mit Gewalt biegt, so kommt bei der Rückkehr neben dem aktiven, autotropischen Bestreben auch eine Komponente in Betracht, welche durch die Elastizität der betreffenden Gewebekomplexe gegeben ist.

Man müßte annehmen, daß je größer die durch den ursprünglichen Reiz bewirkte Verschiebung des Gleichgewichtes ist, desto intensiver auch das Restitutionsbestreben wird. Von diesen Überlegungen aus erscheint es wahrscheinlich, daß eine längere Exposition auch ein langsameres Ausklingen bedingen wird. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Reizkette nicht vollkommen homogen zu sein braucht, daß sich also die verschiedenen Phasen nicht alle gleich leicht rückgängig machen lassen.

Unsere Resultate deuteten ferner daraufhin, daß die Restitutionsvorgänge von äußeren Einflüssen weniger leicht betroffen werden, als die auf die Krümmung hinzielenden Vorgänge. Die Rückkehrvorgänge gehen zwar viel langsamer vor sich als die primären Reizvorgänge, sind aber weniger abhängig von den äußeren Faktoren. Diese Fähigkeit der reizbaren Pflanzenteile, auch unter verhältnismäßig ungünstigen Umständen in den Ausgangszustand zurückzukehren, wäre für das Leben der Pflanzen nicht ohne Vorteil, da es ihnen auf diese Weise möglich wird, selbst bei ungünstigen Bedingungen rasch und sicher den Gleichgewichtszustand wieder herzustellen.

Die Zeit, innerhalb welcher die induzierten Reizvorgänge so weit abklingen, daß keine Reaktion mehr erfolgen kann, entspricht dem, was Czapek als Impressionszeit bezeichnet hat. Er sagt wörtlich[1]): „Wenn ein reizbares Pflanzenorgan aus irgend einem Grunde trotz ungestörter Reizperzeption die zugehörige Reaktion nicht ausführen kann, z. B. mechanisch an der Ausführung der letzteren gehindert wird, so verbleibt dem Pflanzenorgan nach Sistierung des hindernden Einflusses und nach gleichzeitigem Aufhören der äußeren Reizung, die Fähigkeit, als Nachwirkung eine Reaktion auszuführen, geschwächt oder ungeschwächt. Es dauert

1) Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 181, 182, 1898.

die Fähigkeit jedoch nur eine gewisse Zeit hindurch an, bis die Erregung durch den Reiz verklungen ist. Ich bezeichne den Zeitabschnitt, während welchem nach Aufhören der Tätigkeit des physikalischen Reizes jederzeit noch eine nachträglich erfolgende Reizreaktion auf denselben früheren Reiz beliebig ausgeführt werden kann, als Impressionszeit".

Neuerdings hat sich Fitting in einer ausführlichen kritischen Abhandlung mit der Frage des Abklingens beschäftigt. Er suchte die Zeit zu bestimmen, innerhalb welcher ein kurzdauernder Reiz so abklingt, daß er mit einem folgenden nicht mehr sich summieren läßt. Seine Fragestellung war diese: „Wie lange Zeit dauert es, bis eine geotropische Erregung, die als Folge einer Reizung von kürzerer als Präsentationszeitdauer erfolgt, so weit ausklingt, daß bei intermittierender Wiederholung gleicher Reizungen eine geotropische Krümmung nicht mehr eintritt?, oder richtiger: Wie schnell müssen intermittierende, geotropische Reizungen, die kürzere Zeit als die Präsentationszeit dauern, aufeinanderfolgen, damit durch Summation gerade noch eine geotropische Krümmung zustande kommt? Die zweite Fassung ist richtiger, weil aus der Summation der auf die Reaktion hinzielenden Vorgänge nicht ohne weiteres auf eine Summation der Erregungen geschlossen werden darf. Denn eine solche Summation der Reaktionsvorgänge ist auch möglich, wenn in den Ruhepausen die Erregungen wieder völlig verlöschen" [1]). Diese Zeit nennt er die Relaxationszeit.

Da es vor der Hand gänzlich ausgeschlossen ist, die Erregung als solche wahrzunehmen, ist es auch vollkommen unmöglich, die Zeit bestimmen zu wollen, innerhalb welcher die Erregung abklingt. Wir können nur ermitteln, wie lange diejenigen Prozesse, welche schließlich eine Reaktion ergeben würden, und welche aus einer ununterbrochenen Kette bestehen, erhalten bleiben.

Der Begriff der Relaxationszeit ist zwar ursprünglich nur für Einzelreizungen von kürzerer Dauer als die Präsentationszeit beträgt, gebildet worden, Fitting will ihn aber auch auf solche Einzelreizungen ausdehnen, die ebenso lange oder länger dauern als die Präsentationszeit [2]). So hat die Relaxationszeit Fittings große Ähnlichkeit mit der Impressionszeit Czapeks. Wenn wir auf

1) Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI, S. 333, 334; nähere Diskussion ist dort zu finden.

2) Fitting, a. a. O., S. 341.

Grund unserer vorhergehenden Erörterungen selber diese Zeit charakterisieren wollen, so würden wir etwa sagen, die Zeit des Abklingens ist diejenige Periode, während welcher die auf die Endreaktion hinzielenden Vorgänge dann, wenn diese unter dem Einfluß verschiedener Hemmungsmittel arretiert werden, durch autotropische Gegenwirkungen soweit geschwächt werden, daß bei Wiederherstellung der normalen Bedingungen sich keine sichtbare Reaktion mehr erzielen läßt. Es lag bei unseren Versuchen in der Natur der Sache, daß eine Bestimmung dieser Zeit unter normalen Verhältnissen unmöglich war, da ja die Krümmung schon eintritt, wenn man die Objekte länger exponiert, als die Präsentationszeit beträgt, und dann auf dem Klinostaten in Rotation versetzt. Man mußte also immer unter Verhältnissen arbeiten, welche die Reaktion unterdrücken. Fittings Relaxationszeit ist gewissermaßen als die Abklangszeit unter normalen Bedingungen zu bezeichnen. Um ein gewisses Maß für das Abklingen unter normalen Verhältnissen zu haben, habe auch ich einige Versuche angestellt, indem ich mich von folgenden Überlegungen leiten ließ: wenn man eine Pflanze kürzere Zeit, als die Präsentationszeit beträgt, dem geotropischen Reize aussetzt und dann auf dem Klinostaten rotieren läßt, so werden die induzierten Vorgänge allmählich wieder verschwinden, ohne daß die Reaktion zutage tritt.

Wenn wir nun nach gewissen Zeiten derartig vorbehandelte Exemplare von neuem geotropisch induzieren, die Präsentations- und die Reaktionszeit bestimmen und diese Zeiten mit Kontrollobjekten vergleichen, so wäre zu erwarten, daß die Werte nicht übereinstimmen würden. Solange nämlich die vorher induzierten Reizvorgänge noch wirksam sind, müßte die Präsentations- und Reaktionszeit bei den vorbehandelten Exemplaren kürzer sein als bei normalen. Anderseits, wenn die Zeiten übereinstimmen, so läßt dies den Schluß zu, daß die induzierten Vorgänge so weit abgeklungen sind, daß sie keinen begünstigenden Einfluß mehr auf den zweiten Induktionsvorgang ausüben können. Es würde also auf diesem Wege möglich sein, etwas über die Abschwächung induzierter Prozesse unter normalen Verhältnissen zu ermitteln. Man könnte die Versuche auch so induzieren, daß man die zweite Exposition in entgegengesetzter Richtung bewirkt; in diesem Falle müßte dann der Eintritt der Krümmung naturgemäß verzögert werden und zwar um so mehr verzögert werden, je kürzere Zeit die Rotation auf dem Klinostaten gedauert hat. Schließlich wird

auch hier eine Zeit feststellbar sein, wo die Beeinflussung gleich 0 wird, und diese Zeitspanne würde die Zeit des Abklingens sein.

Leider haben derartige Versuche bis jetzt zu keinem befriedigenden Resultate geführt, da die großen individuellen Verschiedenheiten feinere Nuancen der Reaktions- und Präsentationszeiten vollkommen verwischen.

Wir müssen uns also mit den Resultaten der Versuche begnügen, welche die Bestimmung des Abklingens unter besonderen Hemmungsverhältnissen behandelten. Diese hatten ergeben, daß in der Kälte und bei Sauerstoffentziehung die induzierten Reizvorgänge sehr stark, die Gegenreaktionen hingegen weniger stark affiziert werden [1]).

Fassen wir dies in anderer Weise zusammen, so können wir auch sagen, daß die Kälte, die Sauerstoffentziehung usw. die beiden antagonistischen Vorgänge ungleichmäßig beeinflussen und zwar beide schwächend („katatonisch"), jedoch in verschieden starkem Grade [2]).

Die mechanische Hemmung nimmt eine Sonderstellung ein insofern, als sie die induzierten Vorgänge nicht arretiert, sie schreiten vielmehr bis zu einem bestimmten Punkte weiter fort. Es ist bekannt, daß solche Objekte ein Krümmungsbestreben zeigen, was sich sofort offenbart, wenn die Hemmung entfernt wird. Es tritt dann nämlich sofort eine Krümmung ein, welche anzeigt, daß vorher ein gewisser Spannungszustand existiert hatte. Es ist deswegen wohl verständlich, daß, wie unsere Resultate zeigten, bei mechanischer Hemmung die Reizvorgänge erst nach längerer Zeit abklingen als bei den übrigen Hemmungsmethoden.

Was nun die Verschiedenheit der Abklangszeit bei solchen Objekten, die in Gips, und bei solchen, die zwischen Glasplatten mechanisch an der Krümmung verhindert wurden, betrifft, so müssen wir dies einfach als Tatsache hinnehmen, höchstens könnte man denken, daß zwischen Glasplatten, wo die Objekte noch in die Länge wachsen konnten, das Längenwachstum die Vernichtung der induzierten Vorgänge beschleunigt, während bei totaler Hemmung, wenn eine Tonusänderung eintritt, der Ausgleich langsamer vor sich geht [3]).

1) Die Möglichkeit, daß das Restitutionsbestreben fast ungeschwächt bestehen bleibt, ist zwar nicht ausgeschlossen, aber doch nicht wahrscheinlich.

2) Über tonische Reize vgl. H. Miehe, Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., B. XXXVII, S. 571, 1902.

3) Daß in Gips noch Gewebsdifferenzierungen vor sich gehen können, ist allerdings bekannt, vgl. Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, Leipzig 1893, S. 357.

Wie in der Einleitung erwähnt war, hat Spalding bei seinen Versuchen über Traumatropismus die Tatsache gefunden, daß das Krümmungsvermögen mehrere Tage erhalten blieb. Man begreift dieses Resultat, wenn man bedenkt, daß der Wundreiz auch nach dem Aufhören der direkten mechanischen Ursache noch andauert, sodaß also hier andere Verhältnisse als bei geo- und heliotropischer Reizung gegeben sind. Ähnlich sagt Pfeffer[1]): „Es ist von vornherein zu erwarten, daß die traumatropische Reizung nicht durch die allgemein eintretende, transitorische Wundreaktion, sondern, analog wie bei korrelativen Erfolgen, durch den hergestellten Defekt veranlaßt wird, der eben zur Folge hat, daß sich die von der Wurzelspitze ausgehenden korrelativen Beziehungen nunmehr asymmetrisch gestalten und dadurch bewirken, daß oberhalb der Wundstelle, in der Streckungszone, eine einseitige, relative Beschleunigung des Längenwachstums eintritt."

Zum Schluß seien noch einige Bemerkungen über die Natur der Reizkette gestattet. Wie schon mehrfach gesagt wurde, ist es klar, daß die durch den Reiz ausgelösten Vorgänge nicht dauernd bestehen bleiben, sondern schließlich ausklingen müssen, und ebenso klar ist es, daß sie unter günstigen inneren und äußeren Bedingungen Schritt für Schritt weitergehen, obschon der äußere Reiz zu wirken aufgehört hatte. Das zeigt sich z. B., wenn eine Wurzel, die für Präsentationszeitdauer dem Schwerkraftsreize ausgesetzt war, nachher auf dem Klinostaten im Verlaufe einer gewissen Zeit doch die Reaktion ausführt[2]).

Die wahre Zusammensetzung der Reizkette ist uns gänzlich unbekannt, wenn wir also von Perzeption[3]), Reiztransmission und

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1904, S. 591.

2) Man spricht in solchen Fällen gewöhnlich von einer Nachwirkung, da der äußere Reiz nicht mehr wirksam ist. Wenn man jedoch daran denkt, daß bei dauernder Reizung die Reaktion nicht durch die in der Zeit ihres Eintrittes wirkende Reizursache bedingt wird, sondern von einer zeitlich weit vorhergehenden Reizung, so ist jede Reaktion eine Nachwirkung. Das ist aber eine ganz andere Nachwirkung, als etwa die Nachwirkung der periodischen Bewegungen bei *Mimosa*, wenn sie gleichmäßig dunkel gehalten wird. Der Ausdruck Nachwirkung wird also zweifellos in recht verschiedenem Sinne gebraucht.

3) Unter Perzeption versteht man die ersten Glieder der Reizkette. Dieser Ausdruck, der aus der Psychologie herübergenommen wurde, ist natürlich ein subjektiver Begriff. Zieht man eine objektivierende Nomenklatur vor, so kann man das Wort „Reizaufnahme" gebrauchen.

Reizreaktion sprechen, so sind das rein begriffliche Unterscheidungen. Jeder dieser Begriffe ist ein Sammelbegriff, die Einteilung durchaus künstlich. Ob die Reizkette ausschließlich aus vitalen Auslösungsvorgängen zusammengesetzt ist, oder ob in ihrem Verlauf auch rein mechanische Vorgänge eingeschaltet sein können, auch darüber wissen wir nichts. Wir haben nur Anhaltspunkte dafür, daß sich einzelne Teile des Reizprozesses experimentell voneinander sondern lassen. Es ist nämlich bekannt[1]), daß der Reizvorgang an verschiedenen Stellen durch dieselben äußeren Einflüsse verschieden stark affiziert wird. Es ist auf diese Weise also möglich, zu zeigen, daß die Reizkette nicht aus vollkommen gleichartigen Gliedern zusammengesetzt ist. Auch bei meinen heliotropischen Versuchen mit Helianthus ergaben sich Andeutungen dafür, daß die mittleren Vorgänge der Reizkette ungünstigen Einflüssen gegenüber besonders empfindlich sind.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Ich kann es nicht unterlassen, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer für die vielfachen Anregungen und das wohlwollende Interesse, welches er mir stets entgegengebracht hat, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Den Herren Privatdozenten Dr. H. Miehe sowie Dr. A. Nathansohn bin ich auch für die mir stets zuteil gewordenen liebenswürdigen Unterstützungen sehr zu Danke verpflichtet.

Leipzig, August 1907.

---

1) Vgl. z. B. F. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, S. 175, 1898.

Produkte der intramolekularen Atmung bei sistiertem Leben der Fettsamen.

Von

Witold Bialosuknia.

Die Untersuchung der intramolekularen Atmung der Samenkörner nimmt bereits eine recht beachtenswerte Stellung in der experimentellen Botanik ein. Die Resultate der in diesem Gebiete ausgeführten Versuche haben gezeigt, daß die drei Gruppen der Samen, je nach dem vorwiegenden Gehalt an Eiweiß (Erbsen), Stärke (Weizen) oder Fett (Ölsamen) sich in bezug auf die intramolekulare Atmung scharf voneinander unterscheiden.

Für jede einzelne der drei genannten Gruppen ist das Verhältnis der normalen Atmung zur intramolekularen, d. h. $\frac{I}{N}$, vollkommen charakteristisch und nur ihr allein eigentümlich. Doch abgesehen davon finden wir auch einen nicht weniger scharf ausgeprägten Unterschied, sowohl in dem Verhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zu der Menge des absorbierten Sauerstoffs, d. h. $\frac{CO_2}{O_2}$, als auch in dem Verhältnis der ausgeschiedenen Kohlensäure zu der Menge des gebildeten Alkohols, d. h. $\frac{CO_2}{C_2H_5 \cdot OH}$ [1]).

Schon Pasteur wies in einer seiner epochemachenden biologischen Arbeiten auf die Bildung von Alkohol bei der anaeroben Atmung der höheren Pflanzen hin [2]). Diese Frage wurde von seinen Schülern Lechartier und Bellamy [3]) weiter ausgearbeitet, die die Ansicht ihres berühmten Lehrers endgültig bestätigten.

Nach einem mehrjährigen Stillstand der in dieser Richtung ausgeführten Arbeiten erschien die hervorragende Untersuchung von

---

1) Die Menge des gebildeten Alkohols wurde aber nur für einzelne Perioden der Keimung der Samen bestimmt.

2) Pasteur, Compt. rend. 65, 1865.

3) Lechartier et Bellamy, Compt. rend. 69, 1869, 1872.

Godlewski und Polzeniusz[1]), die ein neues Licht auf die intramolekulare Atmung der höheren Pflanzen wirft und den Beweis liefert, daß die intramolekulare Atmung der Erbsen und Lupinensamen mit der Alkoholgärung identisch ist, die durch die Einwirkung der Zymase hervorgerufen wird[2]).

Der Chemismus der hierbei verlaufenden Reaktion ist folgender:

$$C_6H_{12}O_6 = 2\ CO_2 + 2\ C_2H_5OH,$$

wobei das Verhältnis von $CO_2 : C_2H_5OH = 100 : 104$ ist.

Bei der intramolekularen Atmung der obengenannten Pflanzen entspricht das Verhältnis beinahe dem theoretisch berechneten Werte und beträgt $CO_2 : C_2H_5OH = 100 : 96{,}6$.

Nach der Veröffentlichung der eben erwähnten Arbeit begann man die intramolekulare Atmung als eine alkoholische Gärung aufzufassen. Diese Auffassung herrschte aber nicht lange, da Kostytschew[3]) und Palladin[4]) in ihren diese Frage behandelnden Untersuchungen nachwiesen, daß die intramolekulare Atmung einiger Pflanzen mit der Alkoholgärung nicht identisch ist. Durch die folgenden Arbeiten derselben Forscher und gleichfalls durch die Versuche von Nabokich[5]) wurde sichergestellt, daß bei der intramolekularen Atmung der *Ricinus*-Samen das Verhältnis $CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 50$ beträgt; bei der intramolekularen Atmung der Gipfelblätter der Wicke wird das Verhältnis $CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 39{,}7$[6]).

Diese Zahlen beweisen vollkommen, daß die intramolekulare Atmung obengenannter Pflanzen nicht mit der Alkoholgärung identisch ist. Die Versuche wurden aber nur an einzelnen Objekten ausgeführt und berührten nicht die Frage, ob das Verhältnis von $\frac{CO_2}{C_2H_5 \cdot OH}$ auch in den verschiedenen Keimungsstadien der Samen konstant bleibt, und wenn dieses nicht der Fall ist, welcher Art die betreffenden Veränderungen sind.

Diese Frage bildete das Thema meiner Arbeit, die somit den Zweck verfolgte, die Veränderungen, denen das Verhältnis von

1) Godlewski i Polzeniuzc, Bulletin de l'Academie des sciensces de Cracovie, 1897, p. 267; 1901, p. 227.

2) Godlewski, a. a. O., 1904, p. 115.

3) Kostytschew, Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1904, p. 207,

4) Palladin, Zeitschr. f. phys. Chem., Bd. XLVIII, S. 407, 1906.

5) Nabokich, Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXI, S. 467, 1903.

6) Palladin u. Kostytschew, Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XXV, S. 53, 1907.

$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH$ bei der intramolekularen Atmung der Samen während der verschiedenen Perioden der Keimung unterliegt, zu untersuchen und die Kurve dieser Veränderungen festzustellen.

Als Untersuchungsobjekte dienten die fettreichen Sonnenblumen- und Fichtensamen[1]).

Bei der Ausführung dieser Versuche bediente ich mich folgender Methodik. Eine bestimmte Menge etiolierter Keimlinge wurde von den Schalen befreit und sorgfältig mit destilliertem Wasser abgewaschen. Die gereinigten Keimlinge wurden nun in ein U-förmiges Rohr gebracht, welches mit einem Pettenkoferschen Apparat[2]), wie er zur Untersuchung der Atmung der Pflanzen dient, verbunden worden war. Hinter dem U-förmigen Rohr wurde, zur Absorption des event. sich bildenden Alkohols, ein mit Wasser beschickter Kolben in der Art derjenigen, die zum Waschen von Gasen verwendet werden, eingeschaltet. Dieser Kolben wurde in einem mit Eis gefüllten Gefäße gekühlt.

Hinter diesem zur Zurückhaltung des Alkohols dienenden Kolben wurde, zur Absorption der ausgeschiedenen Kohlensäure, ein ebensolcher, mit Barytwasser gefüllter Kolben aufgestellt. An diesen Kolben schloß sich eine gleichfalls mit Barytwasser gefüllte Pettenkofersche Röhre an und zwar zur Kontrolle, ob alle CO_2 im vorhergehenden Kolben absorbiert worden war.

Während der ganzen Dauer des Versuches wurde durch den Apparat ein gleichmäßiger Wasserstoffstrom geleitet. Die Untersuchungen wurden ohne Unterbrechung, am Tage oder in der Nacht durchgeführt.

Nach der Beendigung jedes Versuches goß ich das in den Gefäßen befindliche Barytwasser in einen mit eingeschliffenem Glasstopfen versehenen Kolben und ließ absetzen. Zu jeder Analyse wurden 25 ccm der klaren Flüssigkeit entnommen und mit Oxalsäure titriert, wobei als Indikator Phenolphthaleïn verwendet wurde. Ist nun somit der Titer des Barytwassers vor und nach dem Versuch bekannt, so läßt sich aus der Differenz leicht die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure berechnen.

---

1) Durch eine Reihe weiter unten angeführter Versuche gelang es mir zu beweisen, daß die Samen der Sonnenblumen zu denjenigen gehören, deren intramolekulare Atmung mit der Alkoholgärung nicht identisch ist, da das Verhältnis von $CO_2 : C_2H_5 \cdot OH$ ein ganz anderes ist.

2) Pfeffer, Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen, I, 1885.

Zur Bestimmung der Menge des gebildeten Alkohols wurden die im U-Rohr befindlichen Samen nach der Beendigung des Versuches in einen Destillationskolben gebracht, mit 500 ccm Wasser übergossen und der Destillation unterworfen, nachdem der Inhalt des hinter dem U-Rohr eingeschalteten Kolbens, der zur Zurückhaltung des während des Versuches ausgeschiedenen Alkohols diente, hinzugefügt worden war. Ich halte es für nicht überflüssig zu erwähnen, daß zur Verhütung des Aufschäumens der Flüssigkeit Tannin und Paraffin und zur Bindung der flüchtigen Säuren etwas Kreidepulver zugesetzt wurde.

In allen Versuchen wurde immer mehr als die Hälfte des Kolbeninhaltes überdestilliert, wobei ich die Destillation selbst 5—6 Mal wiederholte; das Destillat reagierte in allen Fällen auf Lackmus neutral.

Die Menge des Alkohols im Destillat bestimmte ich mit Hilfe des Pyknometers bei der angegebenen Temperatur von 15,5° C. Außerdem wurde der Alkohol noch durch die qualitativen Reaktionen von Berthelot[1]) und Müntz[2]) identifiziert.

Die Reaktion von Berthelot besteht darin, daß nach Hinzufügung von Benzoylchlorid und eines Überschusses von KHO zu der zu untersuchenden Flüssigkeit bei Anwesenheit von Alkohol der angenehme Geruch von Benzoyl auftritt. Die Reaktion von Müntz beruht auf der Bildung von Jodoform nach Hinzugabe von 2 g Na_2CO_3 und 0,1 g Jod zu 10 ccm der Flüssigkeit und Erwärmung auf 60° C. auf dem Wasserbad.

Die Anordnung des Versuches selbst war folgende: eine bestimmte Menge Samen wurde an einem gewissen Tage nach der Keimung in zwei gleiche Teile geteilt.

In der ersten Portion wurde der Alkohol direkt auf obenbeschriebene Weise bestimmt.

Die zweite Portion wurde in das U-Rohr gebracht und im Pettenkoferschen Apparat, wie schon beschrieben, der intramolekularen Atmung überlassen, wobei die Menge von CO_2 und $C_2H_5 \cdot OH$ nach der angegebenen Methode bestimmt wurde.

In allen ausgeführten Versuchen konnte in den ersten Portionen weder qualitativ noch quantitativ die Anwesenheit von Alkohol nachgewiesen werden.

1) Berthelot, Compt. rend., Bd. LXXIII, p. 496.

2) Müntz, Ann. de Chimie et Phis., Bd. XIII, p. 543.

Die Resultate der Analysen der zweiten Portionen sind in der nachfolgenden Tabelle zusammengestellt.

Resultate der Versuche I—VIII.

Nr. des Versuches	Tag der Keimung	Anzahl der Samen	Gesamtmenge CO_2 in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$ in mg	Menge CO_2 auf 100 Samen	Menge $C_2H_5 \cdot OH$ auf 100 Samen	$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH$	Reaktion nach Berthelot	Reaktion nach Müntz
I	Gequollene Samen	1000	315,2	63,0	31,5	6,3	100 : 16	positiv	positiv
II	3. Tag	340	283,0	98,8	82,9	29,0	100 : 34	„	„
III	5. „	340	360,0	137,2	105,8	40,3	100 : 38,1	„	„
IV	7. „	200	340,0	158,0	170,0	79,0	100 : 45,7	„	„
V	7. „ Kontrollversuch	225	398,0	168,0	163,5	74,6	100 : 45,6	„	„
VI	10. Tag	120	228,0	20,0	190,0	16,6	100 : 8,7	„	„
VII	14. „	120	273,6	Spuren	228,0	Spuren	100 : 0	zweifelhaft	„
VIII	17. „	170	230,8	„	136,7	„	100 : 0		„

In den Versuchen 3, 4 und 5 wurde Azeton gefunden.. (Das Nähere s. im Text.)

In Versuch 3, 4 und 5 konnte ich bei der qualitativen Probe auf Alkohol nach Müntz nach Hinzufügung von NH_3 die Anwesenheit von Azeton nachweisen. Zur Trennung des Azetons vom Alkohol wandte ich die Methode an, auf die in der Arbeit von Palladin und Kostytschew[1]) hingewiesen wurde; diese Methode besteht darin, daß die zu untersuchende Flüssigkeit nach dem Zusetzen von $NaHSO_3$ abdestilliert wird, wobei der Alkohol überdestilliert, das Azeton hingegen, wahrscheinlich als Verbindung von der Struktur $\begin{matrix} CH_3 \\ CH_3 \end{matrix} > C < \begin{matrix} OH \\ O \cdot SO_2Na \end{matrix}$ im Kolben zurückbleibt. Durch die Einwirkung von Soda wird das Azeton frei und kann durch eine zweite Destillation bei 60° gewonnen werden.

Palladin und Kostytschew haben zuerst das Auftreten von Azeton sowohl bei der normalen wie auch der intramolekularen Atmung, sowohl lebender, als auch erfrorener Weizensamen konstatiert und vermuten, daß es sich bei der Oxydation von Leucin abspaltet:

1) Palladin und Kostytschew, Zeitschrift f. physiolog. Chemie, Bd. LXVII, p. 231, 1906.

$$
\begin{array}{c}
CH_3\;CH_3 \\
\diagdown\;\diagup \\
CH \\
| \\
CH_2 \\
| \\
CH \cdot NH_2 \\
| \\
COOH
\end{array}
\quad\longrightarrow\quad
\begin{array}{c}
CH_3\;CH_3 \\
\diagdown\;\diagup \\
CO \\
| \\
CH_3 \\
| \\
CHNH_2 \\
| \\
COOH
\end{array}
$$

Versuch IX.

Um zu entscheiden, ob sich Alkohol nach 8-stündiger intramolekularer Atmung der Samen bildet, wurde folgender Versuch angestellt:

Zahl der Samen	120
Keimungstag	14 ter
Gesamtmenge CO_2 in mg	182
Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Spuren
Reaktion nach Berthelot	zweifelhaft
Reaktion nach Müntz	positiv
Gesamtmenge CO_2 auf 100 Samen	110
$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH$	100 : 0.

Versuch X.

Um mich zu überzeugen, ob die Wirksamkeit der Zymase durch das Gefrieren der zu untersuchenden Samen vernichtet wird[1]), unternahm ich den folgenden Versuch:

Zahl der Samen	120
Keimungstag	10 ter
Gesamtmenge CO_2 in mg	75,6
Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Spuren
Gesamtmenge CO_2 auf 100 Samen	63,0
Reaktion nach Berthelot	zweifelhaft
Reaktion nach Müntz	positiv
$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH$	100 : 0.

Wenn wir nun die Resultate der auf der Tabelle zusammengestellten Versuche betrachten, so sehen wir, daß sich mit der Verlängerung der Keimungsperiode der zu untersuchenden Samen die Quantität des sich bildenden Alkohols vermindert, die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure dagegen sich immer noch vermehrt und erst am 17. Tage zu sinken beginnt.

Um mich weiter zu überzeugen, ob die Zunahme der Kohlensäureausscheidung nicht durch Mikroorganismen verursacht wird, sondern der intramolekularen Atmung zugeschrieben werden muß,

1) Palladin, Zeitschr. f. phys. Chemie, XLVII, S. 407, 1906.

stellte ich eine Reihe von Versuchen an, in denen die Menge der ausgeschiedenen CO_2 in stündlichen Zwischenräumen bestimmt wurde.

Diese Versuche, die ich unten anführe, beweisen vollkommen, daß die Zunahme der Kohlensäureausscheidung nur durch die intramolekulare Atmung bedingt wird.

Versuch XI.

440 Samen wurden am 3. Tage nach der Keimung, als die Länge der Keimlinge schon 1,5—2,5 cm betrug, im Laufe von 6 Stunden der intramolekularen Atmung unterworfen.

Zeitdauer	Gesamtmenge CO_2 in mg	Menge CO_2 auf 100 Samen in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Menge $C_2H_5 \cdot OH$ auf 100 Samen	Temperatur ° C.
11—12	38,8	8,8	64,3 mg	14,6 mg	17,1
12—1	16,4	3,7			17,4
1—2	32,0	7,2			17,7
2—3	25,6	5,8			17,4
3—4	20,0	4,5			17,2
4—5	17,6	4,0			17,8
	160,4	34,0			

Reaktion nach Berthelot und Müntz: positiv.

$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 40.$

Die Vermehrung der Kohlensäure-Menge während der 3. Stunde des Versuches wurde durch Unterbrechung der Wasserstoffentwicklung, die aber sofort wieder in Gang gesetzt wurde, verursacht.

Versuch XII.

300 Samen wurden am 7. Tage nach der Keimung, als die Länge der Keimlinge 4—4,5 cm betrug, im Laufe von 6 Stunden der intramolekularen Atmung unterworfen.

Zeitdauer	Gesamtmenge CO_2 in mg	Menge CO_2 auf 100 Samen in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Menge $C_2H_5 \cdot OH$ auf 100 Samen	Temperatur ° C.
11—12	31,6	10,3	60,2 mg	20,0 mg	17,2
12—1	20,2	6,6			17,2
1—2	15,0	5,0			17,5
2—3	11,2	3,6			16,9
3—4	11,2	3,6			18,4
4—5	10,8	6,6			17,0
	109,0	35,7			

Reaktionen nach Berthelot und Müntz: positiv; außerdem wies die Reaktion auch auf die Anwesenheit von Azeton hin.

$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 55,5.$ Nach der Entfernung des Azetons betrug das Verhältnis 100 : 45,0.

Versuch XIII.

120 Samen wurden am 10. Tage nach der Keimung, als die Länge der Keimlinge 8—10 cm betrug, auf 6 Stunden der intramolekularen Atmung überlassen.

Zeitdauer	Gesamtmenge CO_2 in mg	Menge CO_2 auf 100 Samen in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Menge $C_2H_5 \cdot OH$ auf 100 Samen	Temperatur ° C.
11—12	21,1	17,6	12,5 mg	10,4 mg	17,5
12—1	16,0	13,0			18,0
1—2	13,6	11,3			18,1
2—3	13,2	11,0			17,9
3—4	16,4	13,6			17,5
4—5	22,0	18,3			18,0
	102,4	84,1			

Reaktionen nach Berthelot und Müntz: positiv. $CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 12,3$.

Versuch XIV.

120 Samen wurden am 14. Tage nach der Keimung, als die Länge der Keimlinge 12—14 cm betrug, auf 7 Stunden der intramolekularen Atmung unterworfen.

Zeitdauer	Gesamtmenge CO_2 in mg	Menge CO_2 auf 100 Samen in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Menge $C_2H_5 \cdot OH$ auf 100 Samen	Temperatur ° C.
11—12	24,4	20,0	Spuren	Spuren	16,7
12—1	9,6	8,0			17,9
1—2	9,0	7,5			18,1
2—3	8,8	7,3			18,3
3—4	11,2	9,3			18,3
4—5	13,8	11,5			18,0
5—6	15,2	12,6			18,5
	72,0	66,2			

Reaktion nach Berthelot: zweifelhaft; Reaktion nach Müntz: positiv.
$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 0$.

Versuch XV.

170 Samen wurden am 17. Tage nach Beginn der Keimung, als die Länge der Keimlinge 17,5—20 cm betrug, im Laufe von 24 Stunden der intramolekularen Atmung unterworfen.

Zeitdauer	Gesamtmenge CO_2 in mg	Menge CO_2 auf 100 Samen in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$	Menge $C_2H_5 \cdot OH$ auf 100 Samen
1—4	64,0	39,4	Spuren	Spuren
4—7	32,4	19,0		
7—10	40,0	23,1		
10—1 mittags	94,4	55,2		
	230,8	136,7		

Reaktion nach Berthelot: zweifelhaft; Reaktion nach Müntz: positiv.
$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 0$.

Das Resultat des Versuchs XV ist bereits unter Versuch VIII als Material verwertet.

Die Versuche XI bis XV bestätigen also die früheren Resultate, da aber die Versuchsperioden kürzer waren, so wird die Relation $CO_2 : C_2H_5OH$ auch durch eine höhere Zahl ausgedrückt.

Das Fehlen des Alkohols während der verschiedenen Perioden der intramolekularen Atmung älterer Keimlinge läßt voraussetzen, daß entweder nicht die genügende Menge des entsprechenden Zuckers vorhanden ist, oder daß die Zymase fehlt.

Zur Entscheidung dieser Frage wurde aus jungen Pflanzen am 21. Tage nach dem Beginn der Keimung bei einem Druck von 300 Atmosphären 114 ccm Saft ausgepreßt. Dieser Preßsaft wurde nach Hinzufügung von 14 g Rohrzucker und 2 ccm Toluol als Antisepticum in einem entsprechenden Kolben in einer Wasserstoffatmosphäre auf die Dauer von 22 Stunden stehen gelassen. Hierbei wurden 27,6 mg CO_2 ausgeschieden; Alkohol konnte weder quantitativ noch qualitativ nachgewiesen werden. Eine ähnliche Beobachtung hatte schon Hahn[1]) mit dem Preßsaft von Arum maculatum gemacht, der trotz seines hohen Gehaltes an Glukose dennoch nicht vergoren worden war.

Hieraus ist ersichtlich, daß die Zymase während der gegebenen Keimungsperiode fehlt.

Versuch XVI wurde mit den ölhaltigen Samen der Fichte unternommen.

1500 Fichtensamen ließ ich während dreier Tage in Wasser liegen und überließ sie darauf 21 Stunden lang der intramolekularen Atmung.

Zeitdauer	Gesamtmenge CO_2 in mg	Menge CO_2 auf 1000 Samen in mg	Gesamtmenge $C_2H_5 \cdot OH$
2—3	7,2	4,8	?
3—4	1,0	0,6	
4—7	4,8	3,2	
7—11 vormittags	25,6	16,6	
	37,6	25,2	

Reaktion nach Berthelot: negativ; Reaktion nach Müntz: zweifelhaft.

$CO_2 : C_2H_5 \cdot OH = 100 : 0.$

Aus diesem Versuche ist ersichtlich, daß die Fichtensamen zu der Gruppe gehören, deren intramolekulare Atmung nicht mit der Alkoholgärung identisch ist.

1) Hahn, Ber. d. deutsch. chem. Ges., Bd. XXXIII, S. 3555, 1900.

Die beschriebenen Versuchsreihen gestatten somit folgende Schlußfolgerungen zu ziehen.

1. Die intramolekulare Atmung der ölreichen Sonnenblumensamen ist nicht mit der Alkoholgärung identisch.

2. Die hierbei stattfindende Bildung von Alkohol hat ebenso wie die Kohlensäureausscheidung ihr Maximum, Minimum und Optimum.

3. Die Kurve der Kohlensäureausscheidung läuft der Kurve der Alkoholbildung nicht parallel.

4. Die Kurve der Kohlensäureausscheidung hat während der verschiedenen Keimungsperioden immer einen und denselben Charakter: sie steigt zuerst bis zum Maximum ihrer Höhe, um dann allmählich zu sinken.

5. In einigen Keimungsperioden der ölhaltigen Samen der Sonnenblumen bildet sich neben dem Alkohol auch Azeton.

6. Durch Erfrieren der Sonnenblumensamen wird die Wirksamkeit der Zymase vernichtet.

7. In den späteren Keimungsperioden äußert die Zymase ihre Wirkung nicht mehr.

Nach der Beendigung der Versuche über die Atmung frischer und gefrorener Ölsamen trat ich an den zweiten Teil meiner Arbeit heran, welcher in der Untersuchung der chemischen Vorgänge bestand, die jenen Prozeß begleiten.

Da sich die zu untersuchenden Samen vorwiegend durch ihren Gehalt an Fetten auszeichnen, so handelte es sich darum, festzustellen, welche Rolle diese letzteren bei der Atmung spielen, und welchen Veränderungen sie hierbei unterliegen. Gegenwärtig ist aber die Umwandlung der Fette in ölreichen, wie auch in ölarmen Pflanzen nur wenig aufgeklärt.

Die in dieser Richtung bisher ausgeführten Untersuchungen geben keinerlei Hinweise, welche Transformationen die Fette hierbei erleiden, und wie die Spaltungsprodukte derselben von der keimenden Pflanze verwertet werden.

Bei dem gegenwärtigen Stande dieser Frage wissen wir nur, daß sich mit dem Wachstum die Quantität der Fette vermindert und auf Kosten derselben die Menge der Kohlehydrate progressiv zunimmt[1]).

1) Leclerc du Sablon, Compt. rend., CXVII, p. 524, 1893. Ebenda, CXIX, p. 610, 1894. Rev. gen. Bot., Tom. IX, p. 313, 1897.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Fette bei ihrer Umformung zu Kohlehydraten zunächst in ihre Bestandteile, d. h. Fettsäuren und Glyzerin zerfallen müssen, was durch die Tätigkeit eines fettspaltenden Fermentes, der Lipase, und durch teilweise Emulgierung der Fette bedingt sein kann [1]).

Die sich hierbei bildenden Produkte können entweder eine Rolle als Nährmaterial spielen und von der keimenden Pflanze assimiliert werden, oder frei oder an andere Körper gebunden zurückbleiben. Sievert [2]) hat uns zuerst gezeigt, daß bei der Keimung der ölhaltigen Samen der Fettgehalt abnimmt, während die Menge der Fettsäuren sich vermehrt.

Was aber das Glyzerin betrifft, so ist hier die Sachlage eine andere, und trotz der in dieser Richtung hin unternommenen sorgfältigen Untersuchungen von Laurent, Müntz und Schmidt [3]) konnte die Anwesenheit von Glyzerin in keimenden Pflanzen nicht nachgewiesen werden.

Es fragt sich nun: Was könnte die Ursache dieses Mißerfolges sein? Zur Beantwortung dieser Frage müssen wir annehmen, daß entweder das Glyzerin bei diesem Prozesse bereits in einer nicht beständigen Form abgespalten wird und im Moment der Bildung in eine andere Verbindung übergeht, oder daß die analytischen Methoden, deren sich die obengenannten Forscher bedienten, nicht exakt genug waren.

Daß Glyzerin von der keimenden Pflanze assimiliert wird, beweist die Arbeit von Brown und Moris [4]), in der diese Autoren zeigten, daß bei der Ernährung der Weizenkeimlinge mit Glyzerin Stärke gebildet wird. Die synthetische Darstellung von Zucker aus Glyzerin durch E. Fischer [5]) dient gleichfalls als Beweis des oben gesagten.

Wir stehen somit vor der Frage, ob im gegebenen Falle das Glyzerin in der Tat so schnell verändert wird, daß seine Anwesenheit sogar während dieses Überganges nicht nachgewiesen werden kann. Wäre es nun, wenn dieses der Fall ist, nicht möglich, die Versuchsbedingungen derartig zu wählen, daß diese so interessante Frage zu entscheiden wäre?

---

1) Pfeffer, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, S. 485, 1872.

2) Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. I, S. 128.

3) Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, S. 478.

4) Annal. agron., Tom. XVIII, p. 450.

5) Vortrag von E. Fischer, Berichte d. deutsch. chem. Ges. Bd. XVII, S. 579. Ebenda, Bd. XXIII, S. 370, 799 u. 2133. Ebenda, Bd. 25, S. 1255.

Oben wurde schon erwähnt, daß die Abspaltung von Glyzerin aus dem Fett der zu untersuchenden Samen durch die Tätigkeit der Lipase und teilweise durch Verseifung der Fette[1]) bedingt ist; die aber hierauf eintretenden Veränderungen werden jedoch bereits durch die keimende Pflanze selbst bewirkt.

Wenn wir auf irgendwelche Weise das Leben der Pflanzen vernichten könnten, ohne die Wirksamkeit der Fermente resp. der Lipase aufzuheben, so würde das sich bildende Glyzerin von der Lebenstätigkeit der Pflanze unbeeinflußt bleiben. Die Methode des Gefrierenlassens der Pflanzen Prof. Palladins gibt uns nun die Möglichkeit, gerade diese Bedingungen zu schaffen, indem sie gestattet, das Leben der Pflanze zu zerstören, ohne die fermentative Tätigkeit der Lipase zu verändern.

Die Versuche wurden auf folgende Weise ausgeführt:

Eine bestimmte Anzahl von Sonnenblumensamen wurde von den Schalen befreit, wiederholt mit destilliertem Wasser abgespült, in Reagenzgläser geschüttet und im Laufe von 24 Stunden einer Kälte von 15—20° ausgesetzt.

Das Gefrieren wurde in einem mit Deckel versehenen Blecheimer bewerkstelligt, der zur besseren Isolation mit Filz umhüllt war; als Kältemischung diente Eis mit Kochsalz und Salmiak. Nach Verlauf von 24 Stunden zerrieb ich in einer Porzellanschale die gefrornen Samen mit der gleichen Gewichtsmenge Meersand und ließ dieselben mit einer bestimmten Menge von destilliertem Wasser stehen.

Der Auszug blieb dann, nachdem eine geringe Quantität Toluol als Antiseptikum zugefügt war, je nach den Forderungen des Versuches, eine bestimmte Zeit bei Zimmertemperatur oder im Thermostaten sich selbst überlassen.

Die auf diese Weise erhaltenen Auszüge wurden zunächst durch Marlis filtriert, um den Sand und die gröberen Teile zu entfernen, darauf durch ein Filter aus gewöhnlichem Papier und gingen schließlich durch ein Barytfilter. Das Filtrat wurde dann im Scheidetrichter von Toluol befreit und nachdem ein Stückchen Thymol als Antiseptikum zugegeben worden war, zu den weiteren Versuchen aufbewahrt.

Das Filtrat besaß eine dunkle Weinfarbe; der Geruch erinnerte an flüchtige Fettsäuren.

---

1) Pfeffer, a. a. O.

Ich glaube erwähnen zu müssen, daß alle zu diesen Versuchen verwendeten Gefäße, der Sand und das Wasser vorher sterilisiert worden waren, wobei als Beweis ihrer Sterilität der Umstand dienen kann, daß die Aussaat des Kolbeninhaltes auf verschiedene Nährböden das vollständige Fehlen aller Mikroorganismen erwies.

Das Filtrat mußte nun einer sorgfältigen Analyse zum Nachweis und zur quantitativen Bestimmung des Glyzerins unterzogen werden.

Die quantitative Bestimmung des Glyzerins war noch bis vor kurzem eine der schwierigsten und am wenigsten genauen in der analytischen Chemie, und R. Kayser[1]) bezeichnet unter anderem die Bestimmung des im Wein vorhandenen Glyzerins als ein analytisches Schmerzenskind der Weinchemie.

Die Wahl zwischen der einen oder anderen Methode der Glyzerinbestimmung bereitete viele Schwierigkeiten, zum Teil auch aus dem Grunde, weil die Methoden im gegebenen Fall nicht angewendet werden konnten und zudem bei einem geringen Glyzeringehalt nicht genaue Resultate gaben[2]).

Nach einer ganzen Reihe von vergleichenden Bestimmungen fiel meine Wahl auf die Methode von Zeisel und Fanto[3]), nach welcher ich, auch bei minimalem Glyzeringehalt, äußerst genaue Resultate erhielt.

In Anbetracht der Wichtigkeit der Glyzerinbestimmungen für die vorliegenden Untersuchungen sei es mir gestattet, in Kürze das Prinzip dieser Methode klarzulegen, während in betreff der Einzelheiten auf die Originalarbeit von Zeisel und Fanto verwiesen werden muß.

Diese Methode beruht auf der Bildung von Isopropyljodid aus Glyzerin bei der Einwirkung von HJ, und weiter auf der Einwirkung von C_3H_7J auf eine alkoholische Lösung von $AgNO_3$, wobei AgJ gebildet wird.

Das erhaltene Jodsilber wird auf einem vorher gewogenen Filter gesammelt und nach sorgfältigem Auswaschen getrocknet und gewogen. Aus dem erhaltenen Gewicht des Jodsilbers kann die entsprechende Menge Glyzerin berechnet werden.

1) Kayser, Über das analyt. Weinglyzerin. Zeitschr. f. öff. Chem., Bd. 3, S. 190, 1897.

2) Dr. C. Bechtinger, Chem. Ztg., 67, S. 658, 1897; Clausnitzer, Zeitschr. f. anat. Chem., Bd. XX, S. 58; Dich, Zeitschr. f. physik. Chem., Bd. XI, S. 472; Partheil nach Schmidt, Pharmak. Chem., Tom. I, S. 232; M. I. Stretur, Zeitschr. f. anal. Chemie, Bd. XLII, S. 579, 1903; A. Semer, Ber. d. deutsch. chem. Ges., XI, S. 1268, 1873; J. G. Loer, Zeitschr. f. anal. Chem., Bd. XLII, S. 549, 1903.

3) Zeisel und Fanto, Zeitschr. f. anal. Chem., Bd. XLII, S. 549, 1903.

Die Reaktion verläuft folgendermaßen:

$$\begin{array}{l} CH_2OH \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_2OH \end{array} + 5\,HJ = 3\,H_2O + \begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ CHJ \\ | \\ CH_3 \end{array} + 2\,J_2; \quad \begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ CHJ \\ | \\ CH_3 \end{array} + AgNO_3 + H_2O = \begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ CHOH \\ | \\ CH_3 \end{array} + AgJ + HNO_3$$

Da die angegebenen Reaktionen alle Verbindungen geben, die die Gruppe $CH_2 \cdot OH - CH \cdot OH - CH_2$ — enthalten, so mußte man sich zunächst vergewissern, ob derartige Verbindungen in der zu analysierenden Flüssigkeit vorhanden waren und sie event. entfernen. Die Entfernung dieser Substanzen bereitet aber keine wesentlichen Schwierigkeiten, da alle diese Gruppe enthaltenden Körper, die in der Flüssigkeit vorkommen können, flüchtig sind und schon bei der Temperatur des Wasserbades sich beseitigen lassen. Es genügte deshalb, die Versuchsflüssigkeit in einer Platinschale auf dem Wasserbade fast bis zur Trockne einzudampfen, mit destilliertem Wasser zu verdünnen und die Reaktion auszuführen. Unter den gegebenen Bedingungen weist die Bildung von AgJ auf die Anwesenheit von Glyzerin hin.

Aus der zu analysierenden Flüssigkeit fiel aber das Jodsilber fast immer mit gewissen Beimengungen aus; der Niederschlag wies nicht die charakteristische gelbe Farbe auf, sondern erschien dunkel, fast schwarz. Diese Beimengung bestand, wie ich mich später überzeugen konnte, aus Schwefel. Dieser mußte entfernt werden und zwar noch vor der Bestimmung des Glyzerins. Da die Vermutung nahe lag, daß der Schwefel aus den Eiweißkörpern der Samen stammt, so waren diese Substanzen zunächst zu eliminieren. Schon bei der Verdampfung der Versuchsflüssigkeit schieden sich Flocken von Eiweiß aus. Der Rückstand wurde deshalb filtriert und im Filtrate das Glyzerin bestimmt. Aber auch das hiernach erhaltene Jodsilber war, wenn auch in geringerem Grade, dennoch immer noch unrein. Da vorausgesetzt werden mußte, daß die Ursache hiervon in der unvollständigen Ausfällung der Eiweißkörper lag, wurde die Koagulation wiederholt, aber auch diese Operation führte nicht zum Ziel, weil das Eiweiß beim Erhitzen wohl gerann, sich aber nicht zu Flocken zusammenballte, und das Gerinsel zudem beim Erkalten wieder verschwand. Den Schwefel gänzlich zu entfernen, gelang nur nach Ausfällung der Flüssigkeit mit basischem Bleiazetat. Der hierbei entstehende Niederschlag wurde abfiltriert und auf dem Filter mit H_2O ausgewaschen.

Im Filtrat wurde nun das Glyzerin bestimmt, wobei das ausgeschiedene Jodsilber frei von irgend welchen Beimengungen war, wovon ich mich durch die Prüfung seiner Eigenschaften überzeugen konnte. Die Bestimmung des Glyzerins geschah somit folgendermaßen:

10 ccm des auf oben beschriebene Weise bereiteten Auszuges aus dem Saft gefrorener Samen werden in einer Platinschale auf einem kochenden Wasserbade fast bis zur Trockne eingedampft. Der Rückstand wird mit einer geringen Menge von destilliertem Wasser versetzt und mit basischem Bleiazetat ausgefällt. Der hierbei sich bildende Niederschlag wird abfiltriert und auf dem Filter solange mit destillierten Wasser gewaschen, bis ein Tropfen des Filtrates mit SH_2 keine Fällung von Schwefelblei mehr gibt. Nach dem Entbleien der Flüssigkeit wird der Niederschlag abfiltriert und das erhaltene Filtrat in den Kolben des speziellen Apparates gebracht, in welchem das Glyzerin nach der Methode von Zeisel und Fanto bestimmt wird. Die hierbei erhaltenen Resultate stimmten in je zwei parallelen Versuchen immer bis zur vierten Dezimalstelle überein.

Außer dem Glyzerin wurde in der Versuchsflüssigkeit auch die Azidität durch $^1/_{20}$ n.-KHO bestimmt. Als Indikatoren verwendete ich Phenolphthaleïn und Lackmoïd, wodurch übrigens sich verschiedene Resultate ergaben. Bei Anwendung einer alkoholischen Phenolphthaleïnlösung erhielt ich für die Azidität immer einen höheren Wert.

Die Titration mit Barytwasser, zur Bestimmung der Azidität der Versuchsflüssigkeit, gab ebenfalls andere Resultate als bei Verwendung von KHO.

Um die Frage über die Art der in der Versuchsflüssigkeit vorhandenen Säuren, wenn auch nur teilweise, aufzuklären, wurde auf eine Reihe von organischen Säuren geprüft. Von den Säuren der aliphatischen Reihe konnten Fettsäure und Valeriansäure nachgewiesen werden; ferner konnte auch die Anwesenheit von Bernsteinsäure festgestellt werden. Es ist möglich, daß auch Äpfelsäure vorhanden war; infolge von Mangel an Versuchsmaterial konnte ich die Frage aber nicht entscheiden; überhaupt bedarf die Untersuchung und Bestimmung der in der Flüssigkeit enthaltenen Säuren einer eingehenderen Bearbeitung, und ich behalte es mir vor, hierauf in meiner nächsten Arbeit zurückzukommen.

Ich gehe nun weiter zur Beschreibung der einzelnen Versuche über.

Versuch I.

50 Sonnenblumensamen ließ ich am zweiten Tage nach der Keimung gefrieren, sie wurden dann mit der gleichen Gewichtsmenge Sand zerrieben und mit 150 ccm H_2O übergossen. Der Auszug wurde 2 Tage im Thermostat bei 37° C stehen gelassen. In 10 ccm der Analysenflüssigkeit wurde an Glyzerin gefunden:

1. 0,0051 g, 2. 0,0054 g, 3. 0,0049 g.

Diese drei Bestimmungen waren Parallelversuche, um die Genauigkeit der angewendeten Methode zu prüfen.

Versuch II.

300 Sonnenblumensamen ließ ich am dritten Tage nach dem Beginn der Keimung gefrieren, sie wurden ohne Sand zerrieben und mit 250 ccm Wasser übergossen. Der Auszug blieb 2 Tage bei Zimmertemperatur stehen.

In 10 ccm fand sich an Glyzerin:

1. 10,5 mg, 2. 10,8 mg.

Die Azidität wurde mit $^1/_{20}$ n.-Kalilauge bestimmt und entsprach 29,92 mg KHO; als Indikator war Phenolphthaleïn verwendet worden.

Versuch III.

300 Sonnenblumensamen von einem Gewicht von 30 g wurden in zwei Portionen zu je 150 Stück geteilt. Beide wurden mit Sand zerrieben und die erste Portion mit 100 ccm Wasser übergossen; nach halbstündigem Stehen wurde gefunden: Glyzerin Spuren; die Azidität entsprach 0,21 mg KHO.

Die zweite Portion ließ ich gefrieren und nach Hinzufügung von 3 ccm Toluol und 1 ccm Chloroform 4 Tage bei Zimmertemperatur stehen.

Es wurde gefunden: Glyzerin 8,3 mg. Die Azidität entsprach 15,31 mg KHO.

Versuch IV.

300 Sonnenblumensamen von 40,2 g Gewicht wurden am dritten Tage nach Beginn der Keimung in zwei Portionen zu je 150 Stück geteilt.

Die erste Portion wurde mit Sand zerrieben und mit 100 ccm H_2O übergossen; nach halbstündigem Stehen wurden Spuren von Glyzerin gefunden. Die Azidität entsprach 1,49 mg KHO.

Die zweite Portion wurde, nachdem sie gefroren war, mit Sand zerrieben und nach Hinzufügung von 100 ccm H_2O und 3 ccm Toluol und 1 ccm Chloroform 4 Tage bei Zimmertemperatur stehen gelassen.

Die Untersuchung ergab 39,6 mg Glyzerin. Die Azidität entsprach 54,32 mg KHO.

Versuch V.

300 Sonnenblumensamen von 85,2 g Gewicht wurden am siebenten Tage nach Beginn der Keimung in zwei Portionen zu je 150 Stück geteilt.

Die erste Portion wurde mit Sand zerrieben und mit 100 ccm H_2O übergossen. Nach halbstündigem Stehen wurden Spuren von Glyzerin gefunden, während die Azidität 2,01 mg KHO entsprach.

Die zweite Portion wurde nach dem Gefrieren mit Sand zerrieben und nach Hinzufügung von 100 ccm H_2O und 3 ccm Toluol und 1 ccm Chloroform während 4 Tagen stehen gelassen.

Es wurde gefunden an Glyzerin: 1. 27,6 mg, 2. 27,2 mg. Die Azidität entsprach 43,52 mg KHO.

Die nachfolgende Tabelle zeigt das Verhältnis der gebildeten Glyzerinmenge zu der Azidität in Abhängigkeit von der Keimungsdauer der Samen.

Nr. des Versuches	Anzahl der Samen	Keimungsdauer Tage	Der Auszug hatte gestanden Tage	Menge des Auszuges ccm	Glyzerinmenge mg	Azidität in KHO mg
2	150	3	2	100	2,07	9,8
4	150	3	4	100	39,6	54,32
5	150	4	4	100	27,60	43,52

Auf Grund der durchgeführten Versuche ist es möglich, folgende Schlüsse zu ziehen:

1. In keimenden Samen finden sich nur Spuren von Glyzerin.
2. Durch das Gefrieren der keimenden Pflanze wird deren Wirkung auf das Glyzerin aufgehoben.
3. Nach dem Gefrieren der keimenden Samen hat die sich beim Stehenlassen bildende Glyzerinmenge ihr Minimum, Optimum und Maximum.
4. Beim Stehenlassen der gefrorenen und zerriebenen Ölsamen nimmt die Menge des Glyzerins und der Säuren zu.

Zum Schluß erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Professor W. J. Palladin, der mich bei meiner Arbeit bereitwilligst unterstützt hatte, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Gleicherweise drücke ich meinen besten Dank Frau Dr. N. O. Sieber aus, welche die Liebenswürdigkeit hatte, mir zu gestatten, den chemischen Teil meiner Arbeit in dem unter ihrer Leitung stehenden chem. Laboratorium des Institutes für experimentelle Medizin auszuführen, und die mir während der Arbeit immer durch Rat und Tat zu helfen bereit war. Herzlich danke ich auch Herrn W. S. Dzierzgowski für die Anleitung und beständige Hilfe bei meinen Untersuchungen.

Petersburg. Botan. Institut der Universität
und chem. Laboratorium des Inst. für exp. Medizin.

Weitere Untersuchungen
über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit.

Von

C. Correns.

Mit 11 Textfiguren.

Einleitung.

Vor Jahresfrist habe ich an dieser Stelle (Bd. XLIV, S. 124, im folgenden als „1907" zitiert) Beobachtungen über das in der Überschrift genannte Gebiet veröffentlicht, die vor allem *Satureia hortensis* betrafen, sich aber auch mit anderen polygamen, weiblich pleomorphen und männlich pleomorphen[1]) Pflanzen befaßten. Seitdem habe ich die alten Objekte und einige neue, vor allem aber wieder *Satureia hortensis* studiert und möchte hier einige Nachträge zu obigen Untersuchungen bringen, auch einen Irrtum verbessern (S. 663), der sich in jener Arbeit findet.

Die Aussaatsversuche, die die Vererbung der verschiedenen Geschlechtsformen klar legen sollen, wurden ebenfalls fortgesetzt. Auf die Ergebnisse soll hier nicht näher eingegangen werden, nur soviel sei bemerkt, daß dabei für *Satureia hortensis* womöglich noch schärfer als in früheren Jahren hervortrat, wie jede geschlechtliche Form wieder sich selbst hervorbringt. Was die mehr oder weniger zwittrige (gynomonözische) Form anbetrifft, so waren jene 453 Nachkommen, die in Töpfen gezogen wurden und wiederholt revidiert werden konnten, alle in etwa gleichem Grade gynomonözisch, und unter den 3100 im Freien ausgesäten und nur einmal untersuchten Pflanzen gleicher Abstammung fanden sich bis zum 31. Juli

---

1) Diese Ausdrücke sind von E. Loew (Die Veränderlichkeit der Bestäubungseinrichtungen bei Pflanzen derselben Art, Humboldt, Bd. VIII, 1889, S. 178) eingeführt, um Pflanzen zu bezeichnen, die gleichzeitig gynomonözisch und gynodiözisch oder andromonözisch und androdiözisch sind.



3099 mehr oder weniger zwittrige und nur eine „weibliche", die aber vielleicht ebenfalls gynomonözisch war und nur zufällig gerade keine zwittrigen Blüten besaß. Unter den 344 Nachkommen weiblicher Pflanzen, die in Töpfe pikiert worden waren und wiederholt revidiert wurden, fand ich neben 342 weiblichen nur zwei mehr oder weniger zwittrige, während die 332 ins Freiland ausgesäten alle weiblich waren[1]).

Mit dieser außerordentlich getreuen Überlieferung stehen die Geschlechtsformen der *Satureia hortensis* nicht isoliert da, speziell *Silene dichotoma* hat ganz entsprechende Resultate geliefert. So waren z. B. unter den 1290 Nachkommen einer rein weiblichen Pflanze 1279 (= 99,1 %) wieder rein weiblich, bei 9 (= 0,7 %) war es fraglich, ob sie rein weiblich, oder zwittrig aber mit ganz kontabeszenten Antheren versehen waren, und nur zwei (=0,2 %) zeigten einzelne normale Antheren; eigentlich zwittrig war nicht eine Pflanze! Und unter den 1658 Nachkommen einer anderen rein weiblichen Pflanze waren 1647 (= 99,3 %) rein weiblich, 8 (= 0,5 %) entweder auch echt weiblich oder zwittrig mit ganz kontabeszenten Antheren, und nur 3 (= 0,2 %) waren wirklich zwittrig. Dabei mußte seinerzeit der befruchtende Blütenstaub ganz überwiegend von Pflanzen hergestammt haben, die rein zwittrig waren oder gar zur Andromonözie neigten. Umgekehrt waren unter den Nachkommen verschiedener rein zwittriger Pflanzen keine echt weiblichen Exemplare und ganz wenige zwittrige mit kontabeszenten Antheren, nur bis zu 2 %.

Daß nicht bei allen weiblich pleogamen Pflanzen die verschiedenen Geschlechtsformen eben so genau ihre Tendenz vererben wie bei *Satureia hortensis* und *Silene dichotoma*, ist ganz sicher, ich werde darauf an anderer Stelle zurückkommen.

Da die vorliegende Mitteilung nur die frühere in manchen Punkten ergänzt und fortführt, kann ich hinsichtlich der Literatur auf diese verweisen[2]), ebenso wegen der vier Klassen, in die ich auch diesmal wieder die Blüten ihrem Geschlecht nach eingeteilt habe.

---

1) Dabei halte ich es, obschon alle mögliche Sorgfalt angewendet worden war, sogar nicht für ganz ausgeschlossen, daß die Samen, die die zwei gynomonözischen Pflanzen gaben, doch zufällig unter die Samen der weiblichen Exemplare gelangt waren.

2) Von neuer Literatur sei auf das kritische Sammelreferat von E. Baur, Botan. Zeitg., Abt. II, Sp. 337, und die Arbeit G. Tischlers, Zellenstudien an sterilen Bastardpflanzen, Arch. f. Zellforsch., Bd. I, Heft 1, vor allem S. 136 u. f., hingewiesen.

I. Die Periodizität in der Blütenbildung überhaupt.

In der vorhergehenden Mitteilung (1907, S. 128) habe ich für die gynomonözischen und weiblichen Pflanzen meiner *Satureia hortensis* nach den Zählungen zwischen dem 29. Juni und 4. September zwei Maxima für die Zahl der Blüten, die sich an einem Tage öffnen, angegeben, ein Hauptmaximum in der Mitte der Beobachtungszeit (31. Juli), das mit dem Maximum der Zwitterblüten zusammenfällt, und ein sekundäres am Ende der Beobachtungszeit. Dieses zweite Maximum ist in Wirklichkeit viel geringer als ich angenommen hatte, ja nicht immer vorhanden.

Die Untersuchung und Zählung der Blüten der 390 gynomonözischen und 109 weiblichen Stöcke wurde 1906 alle Wochen an einem bestimmten Tage durchgeführt. Nun lösen sich, wie mir schon früher aufgefallen war (1907, S. 128), die Blumenkronen im Sommer meist schon nachmittags ab, während sie gegen den Herbst zu tagelang sitzen bleiben. Die Folge davon ist, daß zunächst, im Anfang der Beobachtungszeit, jede gezählte Blüte auch wirklich nur an dem einen Tage geöffnet war, an dem der Stock untersucht wurde[1]), daß aber gegen den Schluß der Beobachtungszeit neben den erst am Revisionstage selbst aufgegangenen Blüten immer mehr Blüten mitgezählt wurden, die sich schon am Tage vorher oder gar noch früher geöffnet hatten. Dadurch mußte natürlich die Gesamtzahl der offenen Blüten zu groß gefunden werden, und so kam das starke zweite Maximum zustande; als diesmal während fast der ganzen Blütezeit täglich jede Blüte der Versuchsstöcke untersucht und gezählt wurde, blieb es entweder ganz aus oder stellte sich nur unauffällig ein. Die dritte Kolonne der Tabelle A im Anhang („Gesamtzahl der Blüten") mag für das eine, die dritte der Tabelle C für das andere Verhalten als Beleg dienen.

Die früher (1907, Fig. 1, S. 128) mitgeteilten Kurven sind an sich natürlich richtig, waren aber nicht richtig gedeutet, sie geben nicht die Zahl der täglich sich neu öffnenden Blüten an, sondern die Zahl der überhaupt offenen; sie zeigen, wie viel Blüten die Pflanze jeden Tag für die Bestäuber bereit hält. — Daß diese Zahl mit der Abnahme der Blütenbildung überhaupt steigt, kann für die Pflanze nur zweckmäßig sein, ohne daß ein finaler Zusammenhang zwischen den beiden Tatsachen zu bestehen brauchte.

1) Einzelne öffnen sich auch erst nachmittags.

Worauf die längere Dauer der Einzelblüte gegen das Ende der Blütezeit hin beruht, habe ich nicht genauer untersucht, sehr wahrscheinlich zum Teil auf der seltener werdenden Bestäubung, die sonst hier, wie in anderen Fällen, die Abtrennung der Krone wenigstens beschleunigt. Daß sich die Verzögerung auch bei den gynomonözischen Stöcken zeigt, deren Zwitterblüten sich selbst bestäuben können, hängt damit zusammen, daß diese gegen das Ende der Blütezeit immer mehr weibliche, also der Selbstbestäubung unfähige Blüten hervorbringen.

Für die Hauptfrage, die uns in der vorausgehenden Arbeit beschäftigt hatte, die Frage nach der Periodizität in der Ausbildung der verschiedenen Blüten, ist der Fehler ohne jeden schädlichen Einfluß; im Gegenteil, durch die unbeabsichtigte Ausdehnung der Erhebungen auf eine größere Anzahl Blüten wurden die Zahlen für die einzelnen Blütenklassen in dem Maße genauer, als die Blütenbildung überhaupt abnahm.

Dagegen mußte sich der Einfluß der später längeren Blütedauer bei der Zahl der weiblichen Blüten unter der Gesamtzahl der überhaupt gebildeten Blüten geltend machen, bei der Zahl also, die den Grad der Gynomonözie der *Satureia*-Stöcke angibt. Denn wenn gegen den Schluß der Blütezeit die relative Zahl der weiblichen Blüten immer mehr zunimmt, und die Zahl der Blüten überhaupt dann zu hoch angenommen wird, muß auch die absolute Zahl der weiblichen Blüten zu hoch gefunden werden. Deshalb sind die 25,9 %, die ich (1907) als Durchschnitt für meine gynomonözischen Pflanzen von *Satureia hortensis* angegeben hatte, sicher zu hoch gegriffen, und werden die 16,7 %, die unser Versuch A ergibt, gewiß der Wirklichkeit näher kommen. Konnte man schon früher bei ihnen nicht von „starker" Gynomonözie sprechen, so ist das jetzt natürlich erst recht nicht möglich.

II. Die Periodizität in der Ausbildung der verschiedenen Blüten und ihre Beeinflussung durch Eingriffe von außen.

Für die gynomonözischen, also zwittrige und weibliche Blüten entwickelnden Stöcke der *Satureia hortensis* hatte ich schon früher[1]) gefunden und später ausführlich gezeigt (1907, S. 136 u. f.), daß die

1) Weitere Untersuchungen über die Gynodiözie. Ber. d. Deutsch Bot. Gesellsch. Bd. XXIII, S. 458 (1905).

Zahl der rein zwittrigen Blüten (Blütenklasse I) unter den sich täglich öffnenden Blüten zunächst noch zunimmt und erst einige Zeit nach Beginn der Blütezeit ihr Maximum erreicht, um dann allmählich (fast) auf 0 herabzusinken, während umgekehrt die Prozentzahl der mehr oder weniger weiblichen Blüten (Blütenklasse II, III, IV) zunächst noch sinkt und nach einem bald nach Beginn der Blütezeit erreichten Minimum allmählich anschwillt, um endlich am Schlusse der Blütezeit (fast) 100% zu erreichen. Speziell die echten weiblichen Blüten (Blütenklasse IV) haben ihr Maximum am Ende der Blütezeit. Die Kurven der Blütenzwischenformen, die die Extreme, die rein zwittrigen und die echten weiblichen Blüten, verbinden, zeigen ebenfalls eine charakteristische Gestalt: die zwittrigen mit einzelnen untauglichen Antheren (Blütenklasse II) haben ihr Maximum ganz zu Beginn der Blütezeit und die zwittrigen mit ganz kontabeszenten Antheren (Blütenklasse III) das ihre kurz vor dem der rein weiblichen Blüten.

Die Daten für diese Kurven wurden durch Zählungen von mehr als 20000 Blüten gewonnen, die vom 10. Juli bis 4. September 1906 allwöchentlich am gleichen Tage an zahlreichen, in Töpfen gezogenen Pflanzen vorgenommen waren, und ähnliche Kurven hatten schon Versuche im Jahr 1905, endlich auch vier Pflanzen gegeben, deren Blüten vom 22. Juli bis 11. September täglich revidiert worden waren.

Es hatte sich aber auch zeigen lassen, daß sich durch ungünstige Ernährung (Kultur bei herabgesetzter Beleuchtung) die Prozentzahl der weiblichen Blüten steigern und umgekehrt durch günstige Ernährung (Verhindern des Fruchtansatzes) der Eintritt des fast rein weiblichen Zustandes der Pflanze hinausschieben läßt.

A. Die neuen Versuche mit *Satureia hortensis*.

1. Die schon früher untersuchte Sippe („A“).

Die Versuchsobjekte des Jahres 1907 stammten alle von ein und derselben gynomonözischen Pflanze ab. Die Samen wurden Anfangs April in Töpfe gesät, die im Kasten gehalten wurden; Anfangs Mai wurden die Keimlinge pikiert. Um die Ernährung vom Boden her verschieden zu gestalten, wurden Töpfe von zwei verschiedenen Größen und mit zwei verschiedenen Füllungen verwendet: in die größeren (von 14 cm lichter Weite) kam eine leichte Komposterde mit etwas Hornspänen gemischt; die kleineren (von

12 cm lichter Weite) wurden mit Sand gefüllt und darüber etwa 1 cm hoch leichte Komposterde geschichtet[1]). In 4 Töpfe der einen und der anderen Art wurden jedesmal 4 Keimlinge pikiert und zwar möglichst gleich gut entwickelte; im Zweifelsfall erhielten die kleinen Töpfe mit Sand die besseren Pflänzchen. Trotzdem zeigten später die Pflanzen eines Topfes oft sehr merkliche Unterschiede in ihrer Stärke.

So standen später 8 Töpfe mit je 4 Pflanzen zur Verfügung, von denen die Hälfte vom Boden her schlechter ernährt war. Das war das Material für die im folgenden beschriebenen Versuche. Die einzelnen Pflanzen wurden von der ersten Blüte an bis Ende September, soweit es irgend möglich war, täglich untersucht, von da an bis zum Absterben der letzten, Ende Oktober, nur mehr hier und da. Die untersuchten Blüten markierte ich, soweit der Versuch nicht ihre Entfernung verlangte, durch Abschneiden des Mittelzipfels der Unterlippe, um ein nochmaliges Zählen zu verhindern.

Um nicht zu viel Platz zu brauchen und zugleich um die zufälligen Schwankungen auszugleichen, habe ich die Einzeltage dann in Gruppen zu 5 zusammengefaßt, nur die erste umfaßte 6 und die letzte 7 Tage. So ist der Zeitraum, in dem täglich untersucht und gezählt wurde, vom 5. Juli bis 25. September, in 16 Perioden zerlegt, die bei den Kurvenfiguren mit Zahlen bezeichnet, bei den Tabellen im Anhang aber auch mit dem Datum bezeichnet sind. Daran schließen sich als 17. und 18. Periode die Revisionen vom 12. Oktober und 22.—24. Oktober an.

Die Kurven sind stets so konstruiert, daß auf der Abszissenachse die einzelnen Perioden der Blütezeit aufgetragen wurden und darüber als Ordinaten die Prozentzahlen der weiblichen Blüten unter der Gesamtzahl aller Blüten, die sich in dem betreffenden Zeitabschnitte geöffnet hatten. Dabei sind die vierte und dritte Blütenklasse, die echt weiblichen Blüten und die nur physiologisch weiblichen, eigentlich zwittrigen Blüten mit ganz kontabeszenten Staubbeuteln, vereinigt worden, weil ihre Trennung nicht immer ganz leicht ist. Dagegen wurde die zweite Blütenklasse, Zwitterblüten mit einzelnen rudimentären Staubgefäßen, nicht mit hinzugezogen, und deshalb tritt in den Kurven die Neigung, zu Anfang

1) Diese von Göbel (Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien, Biol. Centralbl., Bd. 24, S. 750) angegebene Methode habe ich der bei früheren Versuchen verwendeten Mischung von Sand und Erde vorgezogen.

der Blütezeit mehr weiblich zu sein als etwas später, nicht deutlich hervor. In den im Anhang (S. 695 u. f.) gegebenen Tabellen sind dagegen alle vier Blütenklassen getrennt gehalten, so daß sich jeder von dieser Tatsache leicht überzeugen kann.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier darauf aufmerksam zu machen, daß die Fläche, die in den Fig. 1—7 von der Kurve der weiblichen Blüten abgegrenzt wird, kein Maß für die Zahl der weiblichen Blüten darstellt, die von den Versuchspflanzen überhaupt während ihrer ganzen Blütezeit hervorgebracht wurden; denn sie ist ja nur nach den relativen Zahlen für die einzelnen Abschnitte konstruiert. Auf diese relativen Zahlen kommt es uns, die wir die Abhängigkeit des Geschlechtes der Blüte von der Blütezeit und von äußeren Einflüssen untersuchen wollen, allein an. Berücksichtigt man das aber nicht, so erweckt die Kurve eine ganz falsche Vorstellung über die Menge der gebildeten weiblichen Blüten und damit über den Grad der Gynomonözie. Bei Fig. 1 (S. 668) grenzt sie z. B. einen Bezirk ab, der etwa 40% der Gesamtfläche ausmacht, während die wirkliche Zahl der physiologisch weiblichen Blüten (Klasse III und IV) nur 16,7% der Gesamtzahl beträgt, wie Tabelle 1 (S. 669) für denselben Versuch A lehrt.

I. Der Einfluß der Ernährung vom Boden aus.

Versuch A. Entwicklung in großem Topf und in Komposterde, ohne weitere Eingriffe.

Vier Pflanzen, je zwei aus zwei Töpfen, und zwar jedesmal die dem Aussehen nach stärkste und schwächste unter den vier vorhandenen.

Das für uns wichtigste Ergebnis ist in der umstehenden Fig. 1 als Kurve a (der weiblichen und der zwittrigen Blüten mit ganz kontabeszenten Antheren) wiedergegeben. Sie zeigt sehr schön, daß die gynomonözischen Exemplare allmählich immer mehr weibliche Blüten bilden; die Neigung, auch zu Anfang der Blütezeit mehr weiblich zu sein als später, tritt nicht hervor. Zieht man aber die zugehörigen Zahlen — sie stehen im Anhang (S. 695) als Tabelle A — zu Rate, so tritt sie durch die II. Blütenklasse (zwittrige Blüten mit einzelnen kontabeszenten oder rudimentären Staubgefäßen) ganz deutlich hervor, die hat sogar ihr Maximum am Anfang der Blütezeit. Das Maximum der Blüten mit lauter ganz kontabeszenten Antheren (Klasse III) liegt kurz vor dem Reinweiblichwerden der Stöcke, wie Tabelle A ebenfalls zeigt.

Alle diese Tatsachen hatten sich schon früher (1907, S. 137 und diese Abh., S. 665) ergeben, und zwar an einem sehr viel größeren Material; die neuen Versuche sind aber insoweit von Interesse, als sie sich bis zum Schluß der Blütezeit ausdehnen und zeigen, wie schon relativ kleine Zahlen die Gesetzmäßigkeit hervortreten lassen.

Versuch B. Wie Versuch A (also Entwicklung in großem Topf und in Komposterde), aber einige Male mit 50 ccm einer 0,5-proz. Lösung von Monokaliumphosphat begossen, ohne weitere Eingriffe.

Eine Pflanze, die schon dadurch, daß sie nur mit zwei anderen den Topf zu teilen brauchte (die vierte war frühzeitig zugrunde gegangen), gegenüber den Pflanzen des Versuchs A im Vorteil war.

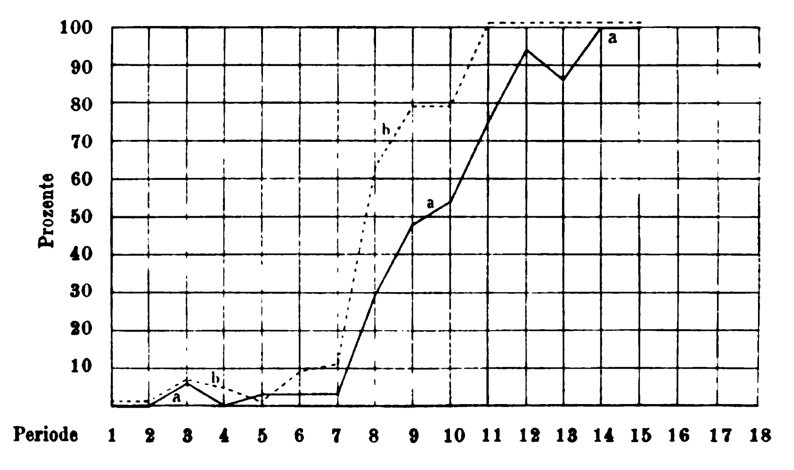


Fig. 1. Zu Versuch A u. B, a und b Kurven der weiblichen Blüten.

Die Kurve der weiblichen Blüten (Klasse III und IV zusammengenommen) ist auch in Fig. 1 eingetragen und mit b bezeichnet worden. Da sie sich sonst am Anfang und am Ende nicht von der Kurve a ablösen würde, ist sie um eine Einheit nach oben verschoben. — Vergleicht man die beiden Kurven a und b, so muß auffallen, daß die Pflanze des Versuches B den rein weiblichen Zustand viel rascher — um 14 Tage früher — erreicht hat. Wenn daran keine individuelle Differenz schuld war (was nicht ausgeschlossen ist, da ja nur eine Versuchspflanze vorlag), und keine zufällige Schädigung eingetreten war, hatte also das Begießen mit

Monokaliumphosphat statt des erwarteten günstigen Einflusses auf die Bildung der zwittrigen Blüten einen schädigenden Einfluß gehabt.

Wie Tabelle B (S. 696) im Anhang zeigt, liegt auch hier das Maximum für die Blütenklasse II im Anfang der Blütezeit, das für die Klasse III kurz vor dem Zeitpunkt, wo die Pflanze rein weiblich wurde. Die Gesamtzahl der Blüten ist größer, sie beträgt, statt durchschnittlich 297 pro Pflanze bei Versuch A, 441 bei Versuch B, damit ist auch die Prozentzahl an echten weiblichen Blüten gestiegen, wie die folgende kleine Tabelle zeigt, natürlich nicht in dem Maße, daß sie allein das Mehr an Blüten bei Versuch B decken würde. Für sich allein würde das keinen schädigenden Einfluß der Düngung bezeichnen, wenn man an das Ergebnis von Versuch G usw. denkt.

Tabelle 1.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse I rein zwittrig	Blütenklasse II	Blütenklasse III	Blütenklasse IV echt weiblich
A	297	78,5	4,8	2,5	14,2
B	441	67,1	7,5	2,5	22,9
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

Fig. 2. Zu Versuch C, c Kurve der weiblichen Blüten.

Versuch C. Entwicklung in kleinem Topf mit wenig Erde und viel Sand, ohne weitere Eingriffe.

Vier Pflanzen, je zwei aus zwei Töpfen, und zwar je die stärkste und die schwächste.

Das Ergebnis ist in Fig. 2 durch die Kurve c wiedergegeben; zum Vergleich ist auch die Kurve a des Versuches A eingezeichnet, aber, da sie sonst teilweise mit der Kurve c zusammenfallen würde, um eine Einheit nach unten verschoben. Man sieht sofort, daß die schlechtere Ernährung vom Boden aus den früheren Eintritt des rein weiblichen Zustandes bedingt hat. Die zugehörigen Zahlen findet man als Tabelle C im Anhang (S. 696).

Die Pflanzen blieben wesentlich kleiner und waren weniger verzweigt, überhaupt schwächer als jene des Versuches A, was sich am deutlichsten in der Blütenzahl ausspricht: durchschnittlich öffneten sich an jeder nur 95 statt (bei Versuch A) fast 300 Blüten. Der Einfluß der schlechten Ernährung zeigt sich aber nicht bloß darin und in dem früheren Eintreten des weiblichen Zustandes, auch die Prozentzahl der weiblichen Blüten überhaupt war größer, ja gegenüber Versuch A fast verdoppelt; die III. Blütenklasse hatte ebenfalls zugenommen. Es geht das aus Tabelle 2 ohne weiteres hervor.

Tabelle 2.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse			
		I rein zwittrig	II	III	IV echt weiblich
C	95	65,1	2,4	5,3	27,2
A	297	78,5	4,8	2,5	14,2
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

Die Kurven der Blütenklassen II und III, wie sie sich aus den Prozentzahlen der Tabelle C im Anhang (S. 696) ablesen lassen, haben ihren charakteristischen Verlauf beibehalten; daß er bei II weniger ausgesprochen ist, als sonst gewöhnlich, ist wohl sicher nur Zufall.

II. Der Einfluß der Belichtung.

Versuch D. Entwickelung in großem Topf und in Komposterde; erst nach Beginn der Blütezeit, vom 23. Juli bis 14. August, in stark herabgesetzter Beleuchtung, von da an wieder unter normalen Bedingungen.

Vier Pflanzen in einem Topf.

Der Topf wurde am 23. Juli in einem leeren, doppelt verglasten Gewächshaus unter die Kante eines Tablettes gestellt, das auf der Südseite von West nach Ost verlief. Er wurde so nie direkt von den Sonnenstrahlen getroffen, und die Beleuchtung war

(nach einer, freilich nur flüchtigen Bestimmung mit photographischem Papier) bei Sonnenschein, mittags 12 Uhr, auf $^1/_{60}$ oder noch stärker herabgesetzt, gegenüber den Kontrollversuchen im Freien. Daß die an dieser Stelle herrschende Lichtmenge nicht genügte, um die Stöcke in normaler Weise zwittrige Blüten bilden zu lassen, war schon im Vorjahre festgestellt worden (1907, S. 148).

Als die Pflanzen drei Tage lang keine normalen zwittrigen Blüten mehr gebildet hatten[1]), am 14. August, wurde der Topf wieder ins Freie gebracht, unter die früheren Entwicklungsbedingungen.

Das Ergebnis ist in Fig. 3 durch die Kurve d dargestellt; durch Längsschraffen ist die Zeit angegeben, während der die Beleuchtung herabgesetzt war. Zum Vergleich ist auch wieder die

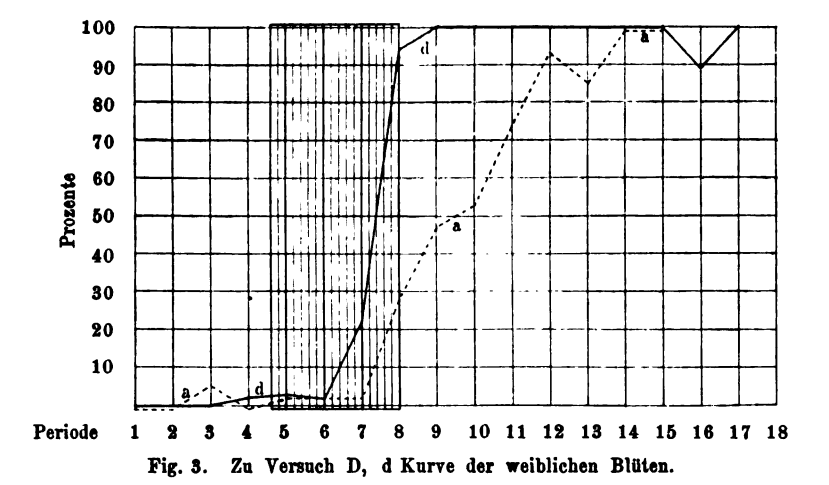


Fig. 3. Zu Versuch D, d Kurve der weiblichen Blüten.

Kurve a des Versuches A, um eine Einheit nach unten gerückt, eingezeichnet. Die herabgesetzte Beleuchtung hat, wie zu erwarten war, rasch die Unterdrückung der normalen Zwitterblüten veranlaßt. In charakteristischer Weise beruht aber, wie die Tabelle D im Anhange deutlich zeigt, dies Weiblichwerden weniger auf der Ausbildung von mehr echten weiblichen Blüten (Klasse IV), als auf dem völligen Kontabeszentwerden der Antheren der zwittrigen, also auf einer sehr starken Zunahme der Klasse III, die wir ja auch schon durch schlechtere Ernährung allein vom Boden aus zunehmen lassen

1) Das tritt in der Kurve d nicht ganz hervor, weil die Ordinaten ja den Durchschnittswert von je 5 Tagen angeben, der 14. August gerade ein fünfter Tag war, und in den zwei ersten Tagen der Periode noch einzelne normale Zwitterblüten gebildet worden waren.

konnten (Vers. C). Der Einfluß des teilweisen Lichtentzuges wirkte auch lange nach, und es trat nur ganz zum Schluß nochmals eine geringe Neigung zur Bildung normaler Antheren auf. Der Eingriff war zu spät erfolgt und hatte zu lang gedauert; in diesem Punkte waren die Versuchspflanzen des Vorjahres (1907, S. 149) im Vorteil.

Wie die herabgesetzte Beleuchtung die Blütenbildung überhaupt herabdrückt, wie sie nachwirkt, und wie erst lange nach der Rückkehr in normale Bedingungen das Maximum auftritt, in dem weiblichen Abschnitt, statt wie sonst in dem Abschnitt der Zwitterblüten: all das geht aus Tabelle 3 ohne weiteres hervor, in der die Gesamtblütenzahlen für die einzelnen Perioden zusammengestellt sind; zum Vergleich sind die entsprechenden Zahlen für den Versuch A dazugesetzt.

Tabelle 3.

Versuch	Periode															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
D	6	1	18	30	88	56	64	20	14	89	55	76	145	**168**	89	57
A	8	16	35	54	195	165	**810**	214	82	54	24	17	7	4	2	—

Die fetten Striche geben bei Versuch D den Anfang und das Ende der Verdunkelung an; die Maxima sind fett gedruckt.

Versuch E. Entwicklung in kleinem Topf mit wenig Erde und viel Sand, schon lange vor Beginn der Blütezeit und bis zum Schluß in stark herabgesetzter Beleuchtung.

Vier Pflanzen in einem Topf.

Der Topf mit den Pflanzen wurde am 21. Juni unter das schon geschilderte Tablett (S. 670) im leeren Gewächshaus gestellt (wo also die Beleuchtung höchstens noch $^1/_{60}$ der normalen betrug). Am 3. Juli mußten die Pflanzen aufgebunden werden, so lang und schwach waren sie schon geworden; sie zeigten aber Blütenknospen. Da ich fürchtete, diese Knospen könnten stecken bleiben und sich am Ende gar nicht öffnen, wurde der Topf vom 14. Juli bis zum 19. jeden zweiten Tag auf das Tablett gestellt. Die erste Blüte öffnete sich am 19. Juli, also mehr als 14 Tage später als bei den Kontrollpflanzen im Freien, was ja nicht wundernehmen kann. Mit den Pflanzen des Versuches C verglichen, waren die des Versuches E sehr deutlich vergeilt, viel blasser grün und fast ohne Anthocyan.

In der Fig. 4 ist als Kurve e das Ergebnis meiner Zählungen für die weiblichen Blüten dargestellt; die Daten stehen als Tabelle E

im Anhang (S. 697). Zum Vergleich ist wieder die Kurve a des Versuches A beigefügt, um eine Einheit nach unten verschoben. Man sieht sofort, daß die Zahl der weiblichen Blüten sehr stark zugenommen hat; dabei hat aber die Kurve ihren charakteristischen Verlauf gewahrt, sie ist nur, sozusagen, zu einer Karikatur geworden. Das Ergebnis, das ich eigentlich erreichen wollte: die ihrer inneren Natur nach zwittrigen Pflanzen während ihrer ganzen Blütezeit ausschließlich weibliche Blüten bilden zu lassen, ist dabei nicht herausgekommen, obwohl ich, als sich in den ersten Tagen der Blütezeit ausschließlich weibliche Blüten öffneten, am Ziel zu sein glaubte. Immerhin ist es gelungen, das Verhältnis der rein zwittrigen zu den mehr oder weniger weiblichen Blüten gerade umzukehren; zieht

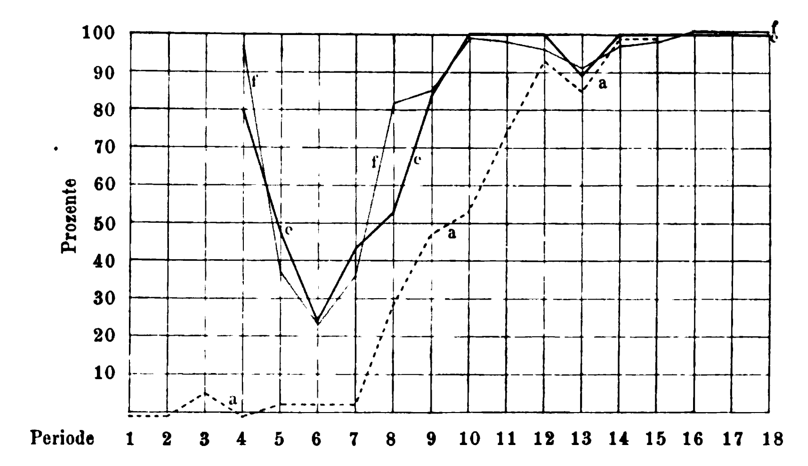


Fig. 4. Zu Versuch E und F, e und f Kurven der weiblichen Blüten.

man A und E in der Tabelle 9 (S. 680) zu Rate, so sieht man, daß die Prozentzahl der rein zwittrigen Blüten von 78,5 % auf 16,8 % gesunken ist.

Die ersten, weiblichen Blüten setzten bei künstlicher Bestäubung mit dem Pollen der im Freien stehenden Stöcke gut an, ebenso später die zwittrigen Blüten mit ihrem eigenen Pollen.

Versuch F. Wie Versuch E, aber die Pflanzen später noch in normale Beleuchtung gebracht.

Vier Pflanzen in einem Topf.

Die Pflanzen wurden bis zum 14. August genau wie jene des Versuches E behandelt und verhielten sich bis dahin auch ganz

wie diese; dann wurden sie aber im Freien neben denen des Versuches A aufgestellt. Sie behielten natürlich ihren vergeilten Wuchs bei, wurden aber allmählich wieder tief grün und färbten sich auch durch starke Anthocyanbildung ebenso rot wie die Kontrollpflanzen. Sie waren aber zu spät in die volle Beleuchtung zurückversetzt worden, als daß sie noch deutlich zur Bildung von Zwitterblüten zurückgekehrt wären, und in der Gesamtzahl der Zwitterblüten bleibt Versuch F (mit 13,3%) hinter Versuch E (mit 16,8%) zurück, wie Tabelle 4 zeigt.

Tabelle 4.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse			
		I rein zwittrig	II	III	IV echt weiblich
F	116	13,3	2,8	5,2	78,7
E	85	16,8	2,7	4,4	76,1
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

Nur in der Zahl der überhaupt gebildeten Blüten sind die Pflanzen von Versuch F im Vorteil: durchschnittlich 116 statt 85. Es ist das eine Folge des größeren Lichtgenusses, der ihnen noch zuteil wurde, denn vorher waren sie denen des Versuches E nicht überlegen. Ehe sie nämlich am 14. August ins Freie kamen, hatten sie alle vier zusammen 112 Blüten geöffnet, gegen 113, die an den vier Pflanzen des Versuchs E gezählt worden waren. Auf der stärkeren Blütenbildung in der späteren, ganz überwiegend weiblichen Zeit beruht die geringere Prozentzahl an echten Zwitterblüten, die wir oben gegenüber den Pflanzen des Versuches E fanden.

In Fig. 4 (S. 673) ist auch die Kurve für die weiblichen Blüten des Versuches F eingetragen und mit f bezeichnet; sie ist um eine Einheit nach oben verschoben. Von Periode 8 an befanden sich die Pflanzen wieder im Freien. Die zugehörigen Daten finden sich in Tabelle F im Anhang (S. 698). Man sieht, daß die beiden Kurven e und f im großen und ganzen parallel laufen, jedenfalls beide in der gleichen, charakteristischen Weise von der Vergleichskurve a abweichen; sie zeigen, daß die individuellen Verschiedenheiten, die sich bei der geringen Zahl von Versuchspflanzen nicht ganz ausgleichen können, gegenüber den Ausschlägen, die das Experiment gibt, nicht in Betracht kommen.

Wie bei Versuch D hat also auch bei Versuch E und F die Herabsetzung der Beleuchtung die Bildung der weiblichen Blüten

gesteigert; trotzdem lassen sich die Ergebnisse leicht unterscheiden. Einmal dadurch, daß bei Versuch E und F überhaupt noch soviel rein zwittrige Blüten gebildet wurden, während bei Versuch D die Pflanzen bald nur mehr weibliche Blüten bildeten. Das wird zum Teil darauf beruhen, daß bei Versuch D die Pflanzen so wie so schon dem weiblichen Stadium näher waren, als die Beleuchtung verringert wurde, zum Teil wird aber bei Versuch E und F wohl auch etwas wie eine Akkommodation der Pflanzen vorliegen, die viel früher dem vollen Lichtgenuß entzogen worden waren. Dann dadurch, daß die Pflanzen von Versuch E und Versuch F sehr viel mehr echte weibliche Blüten bildeten, während die des Versuches D zunächst dadurch weiblich wurden, daß in Zwitterblüten die Antheren kontabeszent wurden. Ein Vergleich der Prozentzahlen für die verschiedenen Blütenklassen in Tabelle 5 lehrt das deutlich; zur Bequemlichkeit sind auch noch die Zahlen von Versuch A beigefügt.

Tabelle 5.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse			
		I rein zwittrig	II	III	IV echt weiblich
D	546	24,0	2,6	16,5	56,8
E	85	16,8	2,7	4,4	76,1
A	297	78,5	4,8	2,5	14,2
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

Auch hierbei wird die Akkommodation eine Rolle spielen.

Durch eine genügende Steigerung der schädigenden Einflüsse, die vor allem die Pflanzen noch früher treffen müßten als in den geschilderten Versuchen C bis F, läßt sich wohl die Bildung echter zwittriger Blüten ganz unterdrücken. Unter solchen besonders ungünstigen Bedingungen entwickeln sich z. T. die letzten Keimlinge auf einem Saatbeet. Ich habe schon früher Belege dafür beigebracht (zuletzt 1907, S. 147); auch in dem verflossenen Jahre lieferten mir die Freilandkulturen ein gutes Beispiel. Während, wie wir schon sahen (S. 662), bis zum 31. Juli unter den bis dahin gezählten 3100 Nachkommen der gynomonözischen Pflanzen alle bis auf eine, möglicherweise weibliche, gynomonözisch waren, wurden unter den 382 meist sehr schwachen Pflanzen, die von da ab auf denselben Beeten noch zum Blühen kamen, bei den nicht mehr so zahlreichen Revisionen fast die Hälfte nur mit weiblichen Blüten gefunden!

Zweifellos waren das fast alles (oder alles) keine echten, sondern „pseudogyne", eigentlich zwittrige Pflanzen.

III. Der Einfluß der verhinderten Fruchtbildung.

Wie schon früher (1907, S. 149) wurden auch diesmal bei den einschlägigen Versuchen die eben geöffneten Blüten täglich bei den Revisionen mit einer feinen Schere weggeschnitten; trotz aller Sorgfalt müssen dabei natürlich hie und da Knospen verletzt oder ganz entfernt worden sein. Nach dem 25. September unterblieb das Wegschneiden. Das Resultat war genau dasselbe wie im Vorjahr: die Zahl der überhaupt gebildeten Blüten stieg sehr stark; auch die Blütezeit und die Lebensdauer der Pflanzen wurde deutlich verlängert, ohne daß es gelungen wäre, *Satureia* so, wie bei dem bekannten Versuch *Reseda odorata*, ausdauernd zu machen. Die Vermehrung der Blütezahl beruhte in erster Linie auf einer Zunahme der rein weiblichen Blüten, daneben wurde der Moment, von dem ab nur noch weibliche Blüten gebildet werden, hinausgeschoben. Die Erklärung des Verhaltens mag in der früheren Arbeit (1907, S. 152) nachgesehen werden. Da die damals angestellten Versuche aber erst einige Zeit nach Beginn der Blütezeit einsetzten, statt, wie diesmal, von allem Anfang an, und da sie nicht so lange fortgesetzt werden konnten, auch weniger Pflanzen betrafen, und diese sich alle unter den gleichen Entwicklungsbedingungen befanden, sollen die Ergebnisse der neuen Versuche hier doch mitgeteilt werden.

Versuch G. Entwicklung in großem Topf mit Komposterde, genau wie bei Versuch A, nur daß alle Blüten bald nach dem Öffnen weggeschnitten wurden.

Vier Pflanzen aus je zwei Töpfen, und zwar die von mittlerer Stärke (die stärksten und schwächsten dienten zu Versuch A).

Das Ergebnis ist in Fig. 5 als Kurve g der weiblichen Blüten wiedergegeben, die zugehörigen Zahlen finden sich als Tabelle G im Anhang (S. 698); zum Vergleich diene die Kurve a des Versuches A, die um eine Einheit nach unten verschoben ist. Soweit sie sich überhaupt in der Kurve zeigen können, treten die oben geschilderten Wirkungen deutlich hervor: das langsamere Ansteigen der Kurve der weiblichen Blüten und die längere Dauer der Blütezeit. Zur Vervollständigung ist in der folgenden kleinen Tabelle 6 das Gesamtergebnis für alle vier Klassen zusammengestellt und das von Versuch A dazugefügt.

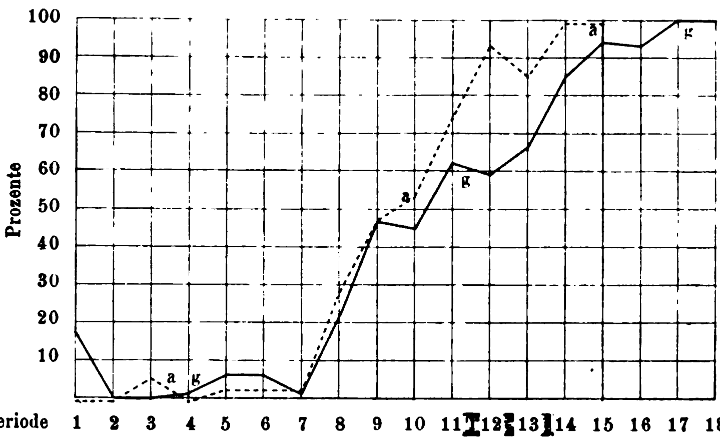


Fig. 5. Zu Versuch G, g Kurve der weiblichen Blüten.

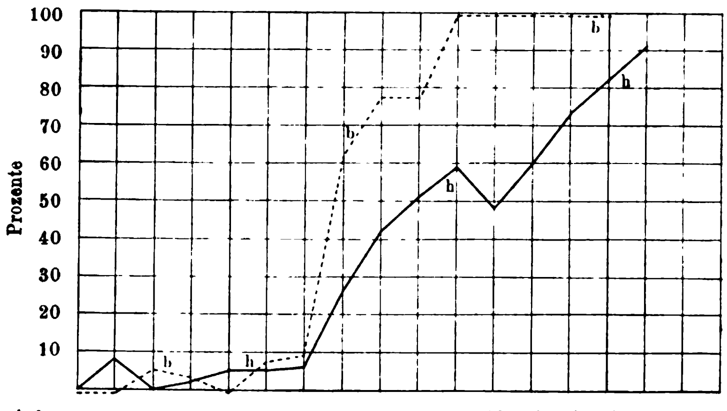


Fig. 6. Zu Versuch H, h Kurve der weiblichen Blüten.

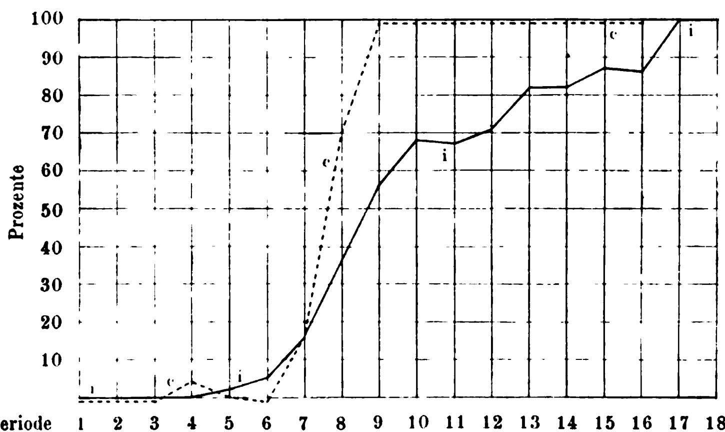


Fig. 7. Zu Versuch I, i Kurve der weiblichen Blüten.

Tabelle 6.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse			
		I rein zwittrig	II	III	IV echt weiblich
G	776	52,4	7,2	0,5	39,7
A	297	78,5	4,8	2,5	14,2
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

Die Gesamtzahl der Blüten ist also auf mehr als das Doppelte gestiegen. Daß ein großer Teil dieser Zunahme auf die weiblichen Blüten fällt, geht aus deren fast dreimal größeren Prozentzahl hervor; absolut ist ihre Zahl sogar fast auf das siebenfache gestiegen. Ganz allein darauf beruht die Zunahme jedoch nicht, denn auch die absolute Zahl der Zwitterblüten ist fast auf das Doppelte gestiegen.

Außerdem lehrt die Tabelle 6 noch — was schon früher (1907, S. 152) gefunden worden war —, daß das Abschneiden der Blüten auch auf das gegenseitige Verhältnis der Blütenklassen II und III von Einfluß ist: die Klasse III (zwittrige Blüten mit lauter ganz kontabeszenten Antheren) verschwindet fast ganz, die Klasse II (zwittrige Blüten mit tauglichen und untauglichen Antheren) nimmt dementsprechend zu.

Versuch H. Entwicklung in großem Topf mit Komposterde, einige Male mit 50 ccm einer 0,5-proz. Lösung von Monokaliumphosphat gegossen, also genau wie bei Versuch B, nur daß die Blüten bald nach dem Öffnen weggeschnitten wurden.

Zwei Pflanzen, im selben Topf wie das Objekt des Versuches B.

Auch das Resultat dieses Versuches stimmt zu dem früher gefundenen und dem des vorausgehenden Versuches, wie die Kurve h der weiblichen Blüten in Fig. 6 lehrt. (Die Daten dazu stehen als Tabelle H im Anhang, S. 699). Zum Vergleich ist auch die Kurve b von dem Versuch B eingezeichnet, um eine Einheit nach unten verschoben. Die Gesamtzahl der Blüten ist sehr stark gestiegen, im Mittel von 441 auf 1162, auch die schon charakterisierte Verschiebung in der Beteiligung der vier Blütenklassen ist recht deutlich, wie Tabelle 7 zeigt. Daß die Prozentzahl der weiblichen Blüten nur um die Hälfte gestiegen ist, hat seinen Grund darin, daß diese Zahl bei Versuch B schon ungewöhnlich hoch ausfiel (S. 669). Wenn trotzdem die Kurve h von der Kurve b viel

stärker abweicht, als die Kurve g von der Kurve a (Fig. 5), so zeigt das die Wirkung des Abschneidens auf die Bildung der zwittrigen Blüten um so schöner. Der rein weibliche Zustand wurde gar nicht vollkommen erreicht; er wäre aber sicher noch eingetreten, wenn die Pflanzen länger am Leben geblieben wären.

Tabelle 7.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse			
		I rein zwittrig	II	III	IV echt weiblich
H	1162	58,1	7,8	1,0	33,1
B	441	67,1	7,5	2,5	22,9
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

Versuch I. Entwicklung in kleinem Topf mit wenig Erde und viel Sand, also genau wie bei Versuch C, nur daß alle Blüten bald nach dem Öffnen weggeschnitten wurden.

Vier Pflanzen in je zwei Töpfen, und zwar die von mittlerer Stärke (die stärksten und schwächsten dienten zu Versuch C).

Wie die Kurve i der weiblichen Blüten in Fig. 7 (S. 677) lehrt, hat auch hier, wo die Pflanzen vom Boden aus schlecht ernährt wurden, das Abschneiden der Blüten das Weiblichwerden verzögert, ohne es ganz verhindern zu können. (Die zugehörigen Daten stehen als Tabelle I im Anhang, S. 699.) Die Vergleichskurve c ist die des Versuches C. Die Zunahme der Blütenzahl und die Verschiebung in der prozentischen Zusammensetzung gehen aus Tabelle 8 sehr deutlich hervor.

Tabelle 8.

Versuch	Gesamtzahl der Blüten (Mittel)	Blütenklasse			
		I rein zwittrig	II	III	IV echt weiblich
I	757	50,9	7,0	1,5	40,7
C	378	65,1	2,4	5,3	27,2
		in Prozenten der Gesamtblütenzahl			

In der folgenden Tabelle sind die Ergebnisse aller neun Versuche zusammengestellt, soweit sie sich nicht durch Kurven ausdrücken lassen, sondern sich auf die Zahl der Blüten und das Verhältnis der vier Blütenklassen zueinander beziehen.

Tabelle 9.

Versuch		Zahl der Pflanzen	Gesamtzahl der Blüten	Blütenklasse				in %			
Nr.	Bedingungen			I (☿)	II	III	IV (♀)	I	II	III	IV
A	Erde, volle Beleuchtung . .	4	1187	932	57	30	168	78,5	4,8	2,5	14,2
B	Erde, volle Beleuchtung, Düngung	1	441	296	33	11	101	67,1	7,5	2,5	22,9
C	Sand, volle Beleuchtung . .	4	378	246	9	20	103	65,1	2,4	5,3	27,2
D	Erde, Beleuchtung während der Blütezeit (24. VII. bis 14. VIII.) herabgesetzt	4	2185	525	58	361	1241	24,0	2,6	16,5	56,8
E	Sand, Beleuchtung vor und während der Blütezeit herabgesetzt	4	339	57	9	15	258	16,8	2,7	4,4	76,1
F	Wie E, aber vom 14. VIII. an in voller Beleuchtung	4	465	62	13	24	366	13,3	2,8	5,2	78,7
G	Erde, volle Beleuchtung, offene Blüten entfernt . .	4	3102	1627	225	17	1233	52,4	7,2	0,5	39,7
H	Erde, volle Beleuchtung, Düngung, offene Blüten entfernt	2	2323	1350	182	23	768	58,1	7,8	1,0	33,1
I	Sand, volle Beleuchtung, offene Blüten entfernt . .	4	757	385	53	11	308	50,9	7,0	1,5	40,7

Wenn sich auch schon aus dem Verlauf der Kurven voraussagen läßt, wie sich im großen und ganzen die verschiedenen Blüten über die *Satureia*-Pflanze verteilen, schien es mir doch wünschenswert, wenigstens an einer alle sich öffnenden Blüten nach Geschlecht und Stellung zu registrieren. Die nebenstehende Fig. 8 stellt schematisch eine Pflanze von Versuch C (kleiner Topf mit Sand, volle Belichtung) dar. Die serialen Achselsprosse, die bei üppigeren Exemplaren sonst entwickelt werden und die Verhältnisse komplizierter machen, sind nirgends ausgebildet[1]). Die Blüten sind mit dem Datum ihres Öffnens versehen, wobei die Tage fortlaufend numeriert wurden; der 6. Juli wurde mit 1, der 31. Juli also mit

1) Die Infloreszenzen wurden stets als einfache Wickel gezeichnet; möglicherweise war die eine oder andere ein dreiblütiges Dichasium. Da dann aber stets (1907, S. 142 Anm.) eine Seite gefördert ist, und es für unsere Untersuchung im Grunde auf die Reihenfolge der Blüten und das Zeitintervall zwischen ihrem Öffnen ankommt, wurde darauf nicht genau geachtet.

26, der 31. August mit 57, der 2. September mit 59 bezeichnet. Der Ast D wurde am 27. Juli welk und mußte abgeschnitten werden. Die rein zwittrigen Blüten sind als weiße Scheiben, die echten weiblichen als schwarze Scheiben eingetragen, die Blüten der II. Klasse sind durch Scheiben mit einem schwarzen Sektor, die der III. Klasse durch Schraffierung hervorgehoben.

Ein aufmerksames Betrachten der Figur zeigt den Einfluß des Ortes, wo die Blüte entsteht, ganz deutlich; die Blütenklasse II ist,

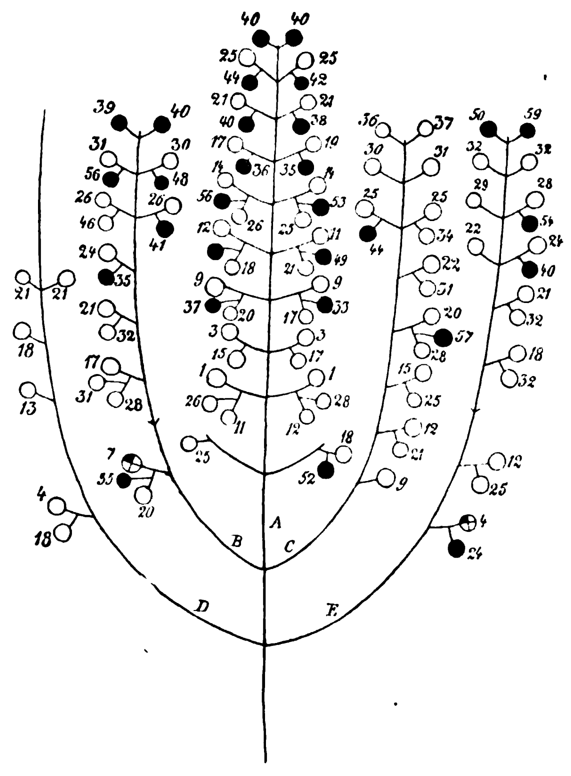


Fig. 8. *Satureia hortensis.*
Schema einer gynomonözischen Pflanze; Erklärung im Text.

wie bei dem ganzen Versuch C, ungewöhnlich schwach vertreten. Das Gesetz, daß die eingeschlechtige Blüte bei ungünstigerer Ernährung entsteht als die zwittrige, tritt, wie es ja nur natürlich ist, jetzt noch klarer hervor, als bei der statistischen Behandlung rein nach der Zeit des Aufblühens. Diese hat aber den Vorzug der größeren Handlichkeit und Einfachheit.

2. Eine neue Sippe der *Saturcia hortensis* („B").

Diese Sippe, von der ich erst wenige Exemplare untersuchen konnte, unterscheidet sich schon durch ihre schmäleren, spitzigeren Blätter und ihr helleres Grün. Ihre gynomonözischen Stöcke verhalten sich hinsichtlich der weiblichen Blüten merklich abweichend, sie sind, wenigstens in gewisser Beziehung, reinen Zwitterstöcken, die mir bei *Satureia hortensis* nicht vorgekommen sind, noch stärker genähert, als es jene der Sippe A ohnehin schon sind. Gegen Ende September, als die danebenstehenden Exemplare der Sippe A (im Freien) schon alle längst beinahe rein oder ganz rein weiblich waren, waren die der Sippe B noch ganz überwiegend zwittrig, sodaß ich schon eine fast rein zwittrige Form gefunden zu haben glaubte. Als ich sie aber (nach einer Reise) am 12. Oktober wieder untersuchen konnte, waren sie inzwischen auch fast rein oder ganz rein weiblich geworden. Der Umschlag war also doch schließlich noch eingetreten, wenn auch viel später als bei der Sippe A.

Tabelle 10.

Pflanze a (etwa die Hälfte aller Blüten untersucht).

Datum der Untersuchung	Blütenklasse					
	I (ganz zwittrig)	II	I u. II zusammen	III	IV (echt weiblich)	III u. IV zusammen
24. IX.	165 79 %	14 7 %	179 85 %	17 8 %	14? 7 %?	31 15 %
12. X.	4? 1,8 %	3 1,3 %	7? 3 %	207 93 %	9? 4 %?	216 97 %
Pflanze b (alle Blüten untersucht).						
24. IX.	238 81 %	23 8 %	261 89 %	13 4 %	19? 7 %?	32 11 %
12. X.	— —	— —	— 0 %	132 100%	— —	132 100 %

Der Unterschied zwischen der Sippe B und der Sippe A beruht in erster Linie darauf, wie der weibliche Zustand entsteht: nicht durch Auftreten echter weiblicher Blüten, sondern vorwiegend oder fast ausschließlich durch völliges Kontabeszentwerden der zwittrigen Blüten[1]), und in zweiter Linie darin, daß der weibliche

1) Es muß dahingestellt bleiben, ob die als echt weiblich angesprochenen Blüten der Tabelle 10 nicht teilweise auch noch zur dritten Blütenklasse gehörten und nur besonders stark reduzierte Antheren besaßen; hinter die Zahlen sind deshalb Fragezeichen gesetzt.

Zustand so spät eintritt. Das Endresultat ist aber dasselbe. Am Schlusse der Blütezeit sind die Pflanzen auch weiblich, wie bei Sippe A, nur entsprechen sie mehr den vorzeitig durch Herabsetzen der Beleuchtung weiblich gemachten Stöcken des Versuches D als denen des Versuches A.

3. Rückblick auf *Satureia hortensis.*

Die Ergebnisse der alten und neuen Versuche lassen sich etwa in folgender Weise zusammenfassen.

1. Die gynomonözischen Stöcke der Sippe A bringen unter normalen Bedingungen etwa 15 % echt weibliche Blüten und etwa 7 % Zwischenstufen (darunter etwa 2,5 % zwittrige mit ganz kontabeszenten Antheren) hervor, sind also gegenüber anderen Gynomonözisten nur schwach gynomonözisch, schwächer, als ich selbst angenommen hatte.

2. Die Kurve der rein zwittrigen Blüten steigt von Beginn der Blütezeit, erstes Minimum, an, erreicht ihren Gipfel etwa zu der Zeit, wo auch die Blütenbildung überhaupt am stärksten ist, nimmt dann allmählich wieder ab und sinkt zuletzt fast oder völlig auf Null, zweites Minimum. Die Kurve der mehr oder weniger weiblichen Blüten hat natürlich den entgegengesetzten Verlauf; zuletzt, am Schluß der Blütezeit, sind die Stöcke fast rein weiblich oder rein weiblich.

Das erste Minimum der Kurve der rein zwittrigen Blüten am Anfang der Blütenzeit ist geringer als das zweite, aber doch meist sehr auffällig, (man vergleiche z. B. die Tabellen A, B und D, S. 695 u. f.); es kommt durch das Auftreten von Blüten zustande, deren Antheren z. T. tauglich, z. T. untauglich sind. Es ist das die Blütenklasse II, deren Kurve gleich hier zu Anfang ihren Hauptgipfel hat. Das zweite, viel tiefere Minimum der Kurve der rein zwittrigen Blüten, gegen das Ende der Blütezeit, beruht dagegen ganz überwiegend auf dem Auftreten der physiologisch rein weiblichen Blüten. Zunächst erreichen die nie sehr zahlreichen, eigentlich zwittrigen Blüten mit ganz kontabeszenten Staubgefäßen, Klasse III, ihr Maximum, dann erst die echten weiblichen Blüten, Klasse IV. Auch die Kurve der Blütenklasse II hat nach der Mitte der Blütezeit einen sekundären Gipfel. Die Kurven der 4 Blütenklassen verlaufen also ganz so, wie ich es früher (1907, S. 139, Fig. 2) gezeichnet habe.

3. Durch schlechte Ernährung, durch Kultur in sehr magerem Boden (Versuch C) oder in herabgesetzter Beleuchtung (Versuch D), läßt sich die Zahl der rein zwittrigen Blüten herabdrücken. Durch die Kombination beider Einflüsse (Versuch E, F) ist es geglückt, das Zahlenverhältnis der zwittrigen und der weiblichen Blüten geradezu umzukehren, sodaß wir statt 79 % rein zwittriger Blüten (Versuch A) 17 % (Versuch E) und selbst nur 13 % (Versuch F) rein zwittriger Blüten erhalten haben. Dabei ist der Verlauf der Kurve (∧) gleichsinnig geblieben, nur sind die beiden Minima schärfer ausgesprochen, der Gipfel niedriger und die Böschung steiler.

Durch noch stärkere, vor allem noch früher eingreifende ungünstige Einflüsse, wie sie die spätesten und schwächsten Keimlinge eines Saatbeetes z. T. erfahren (S. 675), können trotz ihrer inneren zwittrigen Anlage aus gynomonözischen rein weibliche Pflanzen entstehen.

Der Eintritt des weiblichen Stadiums läßt sich durch herabgesetzte Beleuchtung während der Blütezeit sehr beschleunigen (Versuch D). Dabei werden zunächst aber nur die Antheren der Zwitterblüten ganz kontabeszent, ohne daß mehr echte weibliche Blüten entstünden.

4. Bei besserer Ernährung der einzelnen Blütenknospen, wie sie sich durch Verhinderung des Fruchtansatzes erreichen läßt, sinkt die Kurve der rein zwittrigen Blüten gegen das Ende der Blütezeit zu viel allmählicher, so daß sie ihr zweites Minimum viel später erreicht. Das erste Minimum bleibt der Natur des Eingriffes nach im wesentlichen unberührt (Versuch G, H, I). Die bessere Ernährung der Knospen zeigt sich nicht bloß in der absoluten Zunahme der Blütenzahl, im Hinausschieben des weiblichen Stadiums und in einer relativen Zunahme der echt weiblichen Blüten, sie steigert auch den Prozentsatz an Blüten mit noch teilweise normalen Staubgefäßen (Klasse II) und drückt den Prozentsatz der Blüten mit lauter kontabeszenten Antheren (Klasse III) herab.

5. Für die gynomonözischen Exemplare der neuen Sippe B ist der Anfang der Kurve der Zwitterblüten einstweilen nicht bekannt, aber wohl kaum wesentlich von dem der Sippe A verschieden; ihr Ende entspricht ganz dem bei dieser alten Sippe A, nur daß die dritte Blütenklasse die Rolle der vierten übernommen hat.

6. Aus all diesen Tatsachen habe ich schon früher den Schluß gezogen, daß die Ausbildung einer Blütenanlage zu einer zwittrigen oder einer physiologisch weiblichen Blüte von ihrer Ernährung ab-

hängt, daß bei reichlicher Ernährung die Zwitterblüte, bei geringerer die weibliche Blüte entsteht, wie das ja schon früher, von Ludwig und anderen, angenommen worden ist. Dabei kommt neben dem Ernährungszustand der Gesamtpflanze, der dem Experimentator leichter zugänglich ist, als mindestens ebenso wichtiger Faktor auch der Ort, wo die Blütenanlage sich ausbildet, in Frage, also Korrelationen, die man viel schwerer experimentell fassen kann. Der Einfluß des Ortes wird natürlich erst dann deutlich, wenn man neben der Zeit des Aufblühens auch die Stellung berücksichtigt, wie bei dem Schema auf Seite 681.

Ob bei schlechter Ernährung eine echte weibliche Blüte oder eine eigentlich zwittrige Blüte mit kontabeszenten Antheren entsteht, hängt von verschiedenen Faktoren ab. Teils ist daran die Stärke des Eingriffes und der Zeitpunkt schuld (1907, S. 131), so, wenn der Versuch D ein anderes Resultat ergibt als die Versuche E und F, teils werden auch innere Anlagen im Spiele sein, wenn z. B. die Sippe B sich von der Sippe A verschieden verhält.

Voraussetzung ist natürlich stets, daß die Pflanze überhaupt imstande ist, neben den zwittrigen auch weibliche Blüten zu bilden, also das Gynaeceum auf Kosten des Androeceum zu entwickeln. Ist das nicht der Fall, so entstehen bei herabgesetzter Ernährung nur verkümmerte Zwitterblüten. — Die weibliche Geschlechtsform erwies sich als unbeeinflußbar [1]).

7. Das Ergebnis der Versuche gestattet auch das Verhalten einer Sippe vorauszusagen, die stärker oder noch schwächer gynomonözisch ist als die von uns untersuchte: der Verlauf der Kurve der reinen Zwitterblüten muß immer im wesentlichen der gleiche sein. Bei der stärker gynomonözischen Pflanze wird nur das erste, am Anfang der Blütezeit liegende Minimum tiefer liegen und das zweite früher eintreten; die Kurve wird etwa so verlaufen, wie bei den künstlich stärker gynomonözisch gemachten Pflanzen der Versuche E und F. Umgekehrt wird bei noch schwächer gynomonözischen Pflanzen das erste Minimum der Zwitterblüten dem Gipfel näher liegen, und vor allem wird das zweite Minimum gegen

1) Wenn Th. Bail (Über androgyne Blütenstände und über Pelorien, Wiener Illustrierte Gartenzeitung, Heft 12, 1901) auf einem Kleeacker zunächst nur weibliche Stöcke der *Silene dichotoma* fand und später, nach dem Schnitt, am Grunde fast aller abgehauenen Exemplare Zweige, welche gleichzeitig normale Staubgefäßblüten, Zwitterblüten und reife Kapseln trugen, so möchte ich einstweilen annehmen, daß keine echten weiblichen Pflanzen, sondern tri- oder gynomonözische im weiblichen Stadium vorlagen.

das Ende der Blütezeit später eintreffen und nicht so tief stehen, — etwa wie bei den Pflanzen der Versuche G, H und I. Wenn sich überhaupt eine Kurve der echten Zwitterblüten zeichnen läßt, wird ihr Gipfel immer zwischen den Anfang und das Ende der Blütezeit fallen. Daß dem so sein muß, geht einerseits aus den höheren Ansprüchen hervor, die die zwittrige Blüte der eingeschlechtigen gegenüber stellen muß [1]), und andererseits aus dem Einfluß des Ortes an der Pflanze, der die ersten und die letzten Blüten eben im Nachteil sein läßt.

In seiner letzten Veröffentlichung „Darwins Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie" [2]) hat Burck im Text und in einer über 5 Seiten ausgedehnten Anmerkung eine Menge Ausstellungen an meinen Beobachtungen und Ausführungen über pleogame Pflanzen gemacht und sie dabei z. T. auch entstellt wiedergegeben, selbts da, wo er mir vorwirft, ich habe ihn mißverstanden.

Ich kann die Berechtigung der Ausstellungen nicht zugeben und hatte den Versuch gemacht, sie alle einzeln zu beantworten, mußte aber bald einsehen, daß ich dabei die Geduld des Lesers viel zu lang in Anspruch nehmen müßte. Was die Tatsachen anbetrifft, so wird sich ja sicher zeigen, wer Recht hat, im übrigen muß ich nachdrücklichst bitten, sich nicht bloß aus den Angaben und den Zitaten Burcks ein Bild meiner Beobachtungen und Ansichten zu machen, sondern meine Arbeiten zur Hand zu nehmen.

Ein Versuch der Verständigung mit Burck selbst ist wohl aussichtslos bei der Art und Weise, mit der er meine Angaben behandelt, und die sich schon in seiner „Mutation als Ursache der Kleistogamie" meiner ersten Mitteilung über Gynodiözie gegenüber zeigt.

B. Andere polygame Pflanzen.

Prinzipiell gleich wie *Satureia hortensis* verhalten sich hinsichtlich des Auftretens der zwittrigen und eingeschlechtlichen Blüten alle mir aus der Literatur und durch eigene Untersuchungen genauer bekannten gynomonözischen und andromonözischen Pflanzen.

---

1) Man darf sich nicht dadurch irre machen lassen, daß die weiblichen Blüten der Monözisten größere Anforderungen zu stellen pflegen als die männlichen. Die zwittrigen Blüten vereinigen eben beider Ansprüche in sich; sie müssen das Gynaeceum ausbilden, wie die weiblichen, und das Androeceum, wie die männlichen.

2) Recueil des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. IV, 1907, p. 61 usw.

Von Beginn der Blütezeit an steigt die Kurve der rein zwittrigen Blüten bis zu einem Maximum, um dann gegen das Ende wieder zu fallen, hat also im großen diese Form: ∧. In allen genauer untersuchten Fällen ist sie aber unsymmetrisch: die beiden Schenkel der Kurve sind nicht gleich; schließlich kann sogar der eine oder andere Schenkel annähernd horizontal verlaufen: ‾\ oder /‾. Daran sind zunächst spezifische Unterschiede in der Ernährung, in letzter Linie erbliche innere Eigenschaften schuld.

Von andromonözischen Pflanzen haben A. Schulz und Burck Umbelliferen, A. Schulz *Galium Cruciata*[1]), ich *Geum intermedium* untersucht; als Ergänzung zu meinen früheren An-

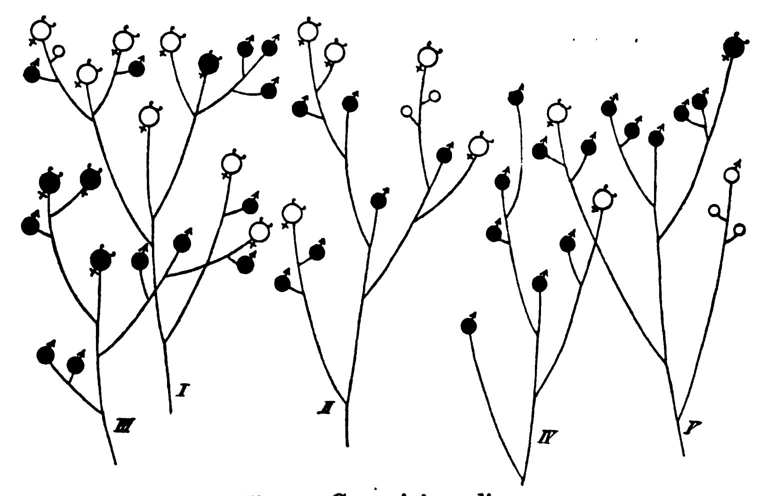


Fig. 9. *Geum intermedium.*
Schemata von andromonözischen Infloreszenzen; Erklärung im Text.
I—III von einer stark zwittrigen, IV und V von einer stark männlichen Pflanze.

gaben (1907, S. 141) teile ich hier (Fig. 9) einige Schemata von Infloreszenzen mit, die von einer schwach (I, II, III) und einer stark (IV, V) andromonözischen Pflanze stammen. Je nach ihrem Geschlecht sind die Blüten mit ☿ oder ♂ bezeichnet; ist die Scheibe schraffiert, so bedeutet das entweder, daß in der betreffenden Zwitter-

1) A. Schulz, Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechterverteilung, I, Bibl. Botan. Heft 10, 1888, S. 66, Fig. 10; Berichte d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XXII, 1903, S. 402. Von den drei in der Blattachsel stehenden Sprossen entwickelt sich der mittlere, rein männliche nach den beiden seitlichen. Auch *Veratrum* schließt sich nach den Beobachtungen H. Müllers (Alpenblumen, S. 42) und A. Schulz's (a. a. O., I, S. 101) hier an, ebenso wohl auch *Aesculus*.

blüte nur ein Teil der Karpelle tauglich gewesen ist (Klasse II), oder daß die bewußte männliche Blüte ein stärker als gewöhnlich ausgebildetes, immerhin völlig untaugliches Gynäceum (entsprechend Klasse III?) besessen hat. Die Infloreszenz ist eine lockere Rispe, die sich der Trugdolde nähert und sich absteigend entwickelt; man sieht sofort, daß die Kurve der Zwitterblüten bei dem stark andromonözischen Stock (IV, V) wirklich die Form Λ hat, und daß sie sich, bei dem schwach andromonözischen (I, II, III), der Form ‾\ nähert, also der entprechenden Kurve bei der auch recht schwach gynomonözischen *Satureia* ähnlich wird.

Von gynomonözischen Pflanzen habe ich den Verlauf der Blütenbildung, außer bei *Satureia*, bei *Geranium*, *Silene inflata* und

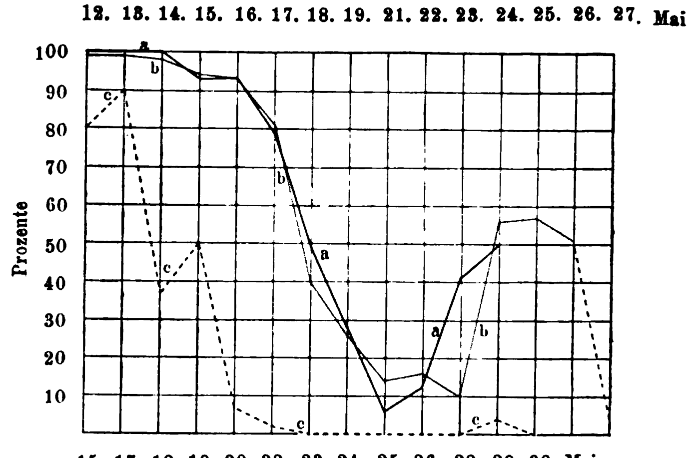


Fig. 10. *Geranium silvaticum.*
Kurve der untauglichen Antheren, a, b von den stark gynomonözischen Stöcken A, B, c von dem schwach gynomonözischen Stock C. Oben beziehen sich die Datumsangaben auf a und b, unten auf c.

dichotoma, *Plantago lanceolata*, *Scabiosa*, *Knautia* und *Echium* untersucht, die voneinander nur darin abweichen, daß die Kurve der Zwitterblüten bald mehr im Anfang, bald mehr am Ende ihr Maximum erreicht, und daß das eine oder das andere Minimum fast oder ganz verschwinden kann. *Geranium pratense* steht z. B. dadurch in einem gewissen Gegensatz zu *Satureia*, daß die Kurve ihr Maximum nahe am Ende der Blütezeit zeigt und das zweite Minimum nicht so tief liegt, wie das erste (1907, S. 140).

Wie *Geranium pratense* verhält sich auch *G. silvaticum*, von dem ich diesmal drei Individuen genauer untersucht habe. Zwei

davon, A und B, waren stark gynomonözisch (in allen Blüten zusammen waren 34,4 und 33,7 %[1]) der Antheren tauglich), die dritte, C, dagegen war fast zwittrig (92,7 % der Antheren waren tauglich). Es wurden sämtliche Blüten aller drei Stöcke untersucht, die sich überhaupt öffneten, zur Markierung wurde ein Kelchzipfel gestutzt. In Fig. 10 sind die Kurven für die Prozentzahl an untauglichen Staubgefäßen gezeichnet, also Kurven, die den Grad der „Weiblichkeit" angeben, wie die Kurven bei *Satureia*. Die zugehörigen Daten findet man als Tabelle K im Anhang (S. 700); sie gibt aber die absoluten und die Prozentzahlen an tauglichen Staubgefäßen an. Diese Prozentzahl wurde natürlich so bestimmt, daß die für die jedesmal untersuchte Zahl von Blüten überhaupt mögliche Zahl der Staubgefäße (10 pro Blüte) gleich 100 gesetzt wurde. So fanden sich z. B. am 17. Mai in den 17 offenen Blüten von A 0, 2, 0, 2, 3, 3, 4, 1, 2, 2, 0, 4, 0, 2, 5, 1, 5, zusammen also 36 taugliche Staubgefäße, statt 170, was 21 % ausmacht, und am 18. Mai, wieder bei A, in 11 Blüten 6, 4, 2, 2, 7, 4, 10, 9, 6, 2, 4, zusammen also 56 taugliche Staubgefäße, statt 110, woraus sich 51 % berechnen. Um die für die Kurve nötigen Prozentzahlen der untauglichen Staubgefäße zu erhalten, braucht man diese Zahlen nur von 100 abzuziehen. Man sieht aus Fig. 10 sofort, daß sich die Kurven a und b für die beiden gleich stark gynomonözischen Stöcke A und B fast decken[2]), und daß auch die Kurve c der sehr schwach gynomonözischen Pflanze C denselben charakteristischen Verlauf hat, nur daß der zweite, schon bei A und B schwächer und unregelmäßig ausfallende Gipfel (am Ende der Blütezeit) fast verschwunden ist. — Daß die Kurve bei *Geranium* jener bei *Satureia* nur spiegelbildlich gleich ist (indem rechts und links vertauscht sind, man vgl. Fig. 4), liegt im letzten Grund an inneren, erblichen Anlagen (1907, S. 140).

Da jeder Stock des *Geranium silvaticum* mehrere blühende Triebe bildete und diese sich nicht ganz gleichzeitig entwickelten, wird der Verlauf der Kurve auch hier noch deutlicher, wenn man die einzelnen Triebe für sich betrachtet. Ich habe bei mehreren während der ganzen Blütezeit jede sich öffnende Blüte in ein Schema

---

1) Die Übereinstimmung zwischen A und B, die angesichts der relativ geringen Blütezahl (137 und 164) um so auffälliger ist, kann daher rühren, daß beide Teile eines Stockes sind, obwohl sie, als sie wegen ihrer abweichenden Blütenfarbe ausgegraben wurden, zwar nahe beieinander standen, aber sicher getrennte Pflanzen waren.

2) Daß die Kurve b am Schluß noch einmal sinkt, ist eine jener Zufälligkeiten, die durch das geringe Material (laut Tabelle K nur zwei Blüten) bedingt sind.

eingetragen; in Fig. 11 sind zwei davon, eines von Pflanze A und eines von Pflanze B, wiedergegeben. Jede Blüte ist durch einen Kreis bezeichnet, in den die Zahl der tauglichen Antheren eingeschrieben ist; die neben dem Kreis stehende Zahl gibt das Datum jenes Tages (im Mai) an, an dem sich die Blüte öffnete. Knospen, die, ohne sich zu öffnen, vertrockneten, sind durch einen kleineren Kreis mit einem Punkt drin bezeichnet.

Bei *Geranium silvatium* ist der blühende Trieb, wie bei *Geranium Robertianum* usw., ein dichasisches Zweigsystem mit Wickeltendenz und Förderung aus dem zweiten der opponierten Vorblätter[1]), wobei aber die Zweige, statt mit Einzelblüten, mit zweiblütigen Gruppen, aus einer terminalen und einer seitlichen Blüte bestehend, abschließen. Die Wickeltendenz tritt schon früh, mit dem zweiten, ausnahmsweise dem dritten Stockwerk (bei A rechts) hervor. Das Zeitintervall im Aufblühen der beiden zusammengehörigen Blüten wird, wie man aus den beigefügten Daten leicht ersieht, in den höheren Stockwerken etwas größer; während es im untersten, ersten höchstens zwei Tage beträgt, kann es in den obersten drei Tage und mehr ausmachen.

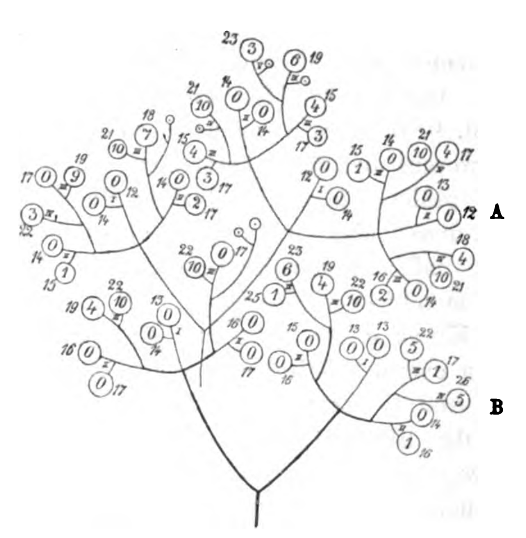


Fig. 11. *Geranium silvaticum*.
Schemata blühender Triebe von stark gynomonözischen Pflanzen, A von Stock A, B von Stock B; Erklärung im Text.

Mit der Nummer der Stockwerke im Dichasium von unten nach oben nimmt auch die Zahl der tauglichen Antheren in den zugehörigen Blüten zu; zuletzt zeigt sich wieder eine Abnahme. Tabelle 11 zeigt das deutlich, sie bezieht sich auf die beiden in Fig 11 gezeichneten Infloreszenzen der Stöcke A und B.

1) Eichler, Blütendiagramme, Bd. II, S. 293.

Tabelle 11.

Stockwerk (von unten nach oben)	Pflanze A		Pflanze B	
	Zahl der Blüten	Zahl der tauglichen Staubgefäße	Zahl der Blüten	Zahl der tauglichen Staubgefäße
I	4	0 (0 %)	2	0 (0 %)
II	8	3 (4 %)	8	1 (1 %)
III	10	43 (43 %)	8	44 (55 %)
IV	7	47 (67 %)	3	12 (40 %)
V	1	3 (30 %)		

Man sieht sofort, daß die Prozentzahlen wieder im Sinne der in Fig. 10 gezeichneten Kurven verlaufen.

Auch in den zweiblütigen Gruppen ist ein Unterschied zwischen der Hauptblüte und der Seitenblüte nachweisbar, derart, daß fast ausnahmslos die Hauptblüte weniger taugliche Staubgefäße enthält, als die Seitenblüte (nur in der obersten Etage des blühenden Triebes ist es hie und da umgekehrt). So kommen an dem Sprosse, der in Fig. 11 als A wiedergegeben ist, bei 14 Paaren auf 23 taugliche Antheren in den Hauptblüten 50 in den Seitenblüten, und bei den 11 Paaren des Sprosses B auf 15 taugliche Antheren in den Hauptblüten 37 taugliche in den Seitenblüten, also beide Male mehr als das Doppelte.

Was die Blüten mit tauglichen und untauglichen Staubgefäßen anbetrifft, so ist, wie bei *Geranium pratense* (1907, S. 162 und Fig 4), auch bei *Geranium silvaticum* der Zusammenhang zwischen der Tauglichkeit der Antheren und der Größe der Petalen sehr deutlich. Ebenso auffällig ist jener zwischen der Tauglichkeit der Staubgefäße und der Dichogamie. Während wir in den 10-männigen Blüten bekanntlich sehr ausgesprochene Proterandrie finden, nimmt sie, parallel der Reduktion des Andröceum, ab, und die rein weiblichen Blüten zeigen gleich nach dem Öffnen vollentwickelte Narben, zu einem Zeitpunkt, wo die 10-männigen im rein männlichen Stadium sind. Im übrigen schien die Proterandrie auch bei den zwittrigen Blüten meiner gynomonözischen Stöcke merklich schwächer ausgeprägt zu sein, als bei den Blüten eines rein zwittrigen Stockes.

Wenn bei den Geraniaceen Staubgefäße als Gattungscharakter *(Erodium)* oder als Artmerkmal *(Geranium pusillum)* schwinden, sind es stets die epipetalen; die episepalen bleiben erhalten. Für *Geranium pratense* und *silvaticum* habe ich schon angegeben, daß bei den Bindegliedern zwischen zwittrigen und weiblichen Blüten

dies Gesetz nicht gilt, sowenig wie das für die Labiaten gültige bei *Satureia*, daß vielmehr beide Kreise betroffen werden (1907, S. 135). Nun kann ich für *Geranium silvaticum* einige Belege geben. In den untersuchten 43 Übergangsblüten des Stockes A waren 213 Staubgefäße tauglich, und zwar 131 epipetale und 82 episepale, und in den 79 derartigen Blüten des Stockes B waren 354 tauglich, 220 epipetale und 134 episepale. Beide Male fielen also auf die epipetalen 62 % und auf die episepalen 38 %. Gerade der sonst zum Schwinden neigende innere Kreis bleibt also leichter erhalten, und die Übereinstimmung, die hierin zwischen A und B herrscht, zeigt, daß kein Zufall vorliegt.

Man würde sich aber täuschen, wollte man annehmen, daß, wenn überhaupt Staubgefäße normal erhalten bleiben, die epipetalen unter allen Umständen im Vorzug wären, und die episepalen nur dann auch daran kämen, wenn alle epipetalen normal ausgebildet sind. Umgekehrt ist das Auftreten der episepalen offenbar auch keine reine Zufallssache: zunächst werden, soweit meine Erfahrungen reichen, freilich nur epipetale Antheren normal ausgebildet, dann treten auch normale episepale auf, und eine kurze Zeit hindurch scheinen diese sogar etwas häufiger zu sein als normale epipetale; das zeigte sich sowohl bei Pflanze A als auch bei Pflanze B.

Wie die Geranien verhält sich, nach freilich geringem Material, *Silene orientalis* (1907, S. 135), während bei *Silene inflata* umgekehrt die epipetalen Antheren — die bei den 5-zähligen Sileneenblüten geschwunden sind — wirklich auch etwas im Nachteil zu sein scheinen. In 116 Blüten, die ich genauer studierte, und die zu 19 verschiedenen Stöcken gehörten, waren noch 575 Staubgefäße normal ausgebildet, und zwar 267 (=46 %) epipetale und 308 (=54 %) episepale. Die einzelnen Stöcke zeigten bald den episepalen, bald den epipetalen Kreis bevorzugt, so daß der ganze Unterschied möglicherweise doch nur zufälliger Natur ist.

Bei den trimonözischen Pflanzen werden die zuerst angelegten Blüten weiblich, die zuletzt angelegten männlich; die dazwischen stehenden sind zwittrig (1907, S. 141). Zu den schon früher angegebenen Beispielen: *Dimorphotheca*[1]), *Lilaea*, *Myriophyllum*, kann ich ein neues, *Poterium Sanguisorba*[2]) fügen. Hier

1) Eine Abbildung des Längsschnittes durch das Köpfchen mit fast reifen Früchtchen habe ich seitdem (Die Bestimmung u. Vererbung d. Geschlechtes usw., S. 20, Fig. 2) gegeben.

2) Vgl. z. B. A. Schulz, Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechterverteilung bei den Pflanzen, II. Biblioth. Botan. Heft 17, 1890, S. 69.

stehen (im Gegensatz zu den andern genannten Arten) in den Köpfchen die weiblichen Blüten oben, die männlichen unten (die zwittrigen dazwischen), aber die Entwicklung erfolgt auch nicht in ansteigender Richtung, wie bei jenen, sondern in absteigender; die weiblichen Blüten sind die ältesten, die männlichen die jüngsten.

III. Die Grösse der gynomonözischen und weiblichen Stöcke der *Satureia hortensis.*

Darwin[1]) hatte seine eine „zwittrige" Pflanze „rather larger" als die zehn weiblichen gefunden, und aus meinen Wägungen von 161 „zwittrigen" und 548 weiblichen Stöcken im Jahre 1903[2]) ging sogar ein auffallend höheres Durchschnittsgewicht der gynomonözischen hervor (2,8 g statt 1,5 g). Ich habe aber schon damals Zweifel an dem Ergebnis geäußert[3]) und seitdem (1907, S. 156) hervorgehoben, daß der Unterschied in Wirklichkeit schon deshalb nicht so groß sein werde, weil ich bei diesen Wägungen, die ich im ersten Jahre der Versuche angestellt hatte, das Weiblichwerden der gynomonözischen Stöcke unter ungünstigen Einflüssen noch nicht genügend kannte und deshalb auch kümmerliche „pseudogyne" gynomonözische Pflanzen unter die echten weiblichen gebracht hatte, was deren Durchschnittsgewicht herabdrücken mußte.

Ich habe nun im verflossenen Jahr die in Töpfen gezogenen Versuchspflanzen, 450 gynomonözische und 333 weibliche, zu einer neuen Gewichtsbestimmung benutzt. Diesmal war nicht nur das Geschlecht jeder Pflanze wiederholt genau bestimmt worden, die einzelnen Pflanzen befanden sich auch alle unter annähernd gleichen Entwicklungsbedingungen. In jeden Topf, von 16 cm lichter Weite und mit derselben Erde gefüllt, waren wo möglich 12 Keimlinge pikiert worden, doch war das lange nicht bei allen Versuchsnummern möglich, auch gingen nachträglich hie und da Pflänzchen zugrunde. Mitte August wurden die Stöcke dicht über der Erde abgeschnitten; alle in einem Topf befindlichen kamen zusammen sofort auf die Wage. Ihr Gewicht wurde nur bis auf 1 g bestimmt; eine größere Genauigkeit war bei den individuellen Schwankungen unnötig. Tabelle 12 gibt die Resultate für die einzelnen Versuche, nach dem Durchschnittsgewicht für eine Pflanze geordnet.

---

1) Ch. Darwin, Different Forms of Flowers, p. 303.

2) C. Correns, Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXII, S. 509.

3) a. a. O., S. 509, Anm. 1.

Tabelle 12.

± zwittrige Pflanzen				weibliche Pflanzen			
Nr. des Versuches	Zahl der gewog. Pflanzen	Gewicht in g	Mittleres Gewicht einer Pflanze in g	Nr. des Versuches	Zahl der gewog. Pflanzen	Gewicht in g	Mittleres Gewicht einer Pflanze in g
51	36	246	**6,8**	15	12	51	**4,3**
49	57	394	**6,9**	23	8	47	**5,8**
25	20	154	**7,7**	16	14	86	**6,2**
52	54	425	**7,9**	17	13	85	**6,5**
50	52	418	**8,0**	18	24	158	**6,6**
40	2	18	**9,0**	19	33	241	**7,3**
27	5	45	**9,0**	30	58	453	**7,8**
26	26	237	**9,1**	37	25	203	**8,1**
46	53	484	**9,1**	14	23	191	**8,3**
48	62	574	**9,3**	36	27	225	**8,3**
39	17	193	**9,4**	35	11	96	**8,7**
44	20	305	**9,7**	31	36	331	**9,2**
43	30	163	**10,2**	32	30	308	**10,3**
45	16	161	**10,2**	33	16	213	**13,3**
				34	3	45	**15,1**
zusammen	**450**	**3817**	**8,48**	zusammen	**333**	**2783**	**8,34**
Zahl der Töpfe: 45; also 10,0 Pflanzen pro Topf.				Zahl der Töpfe: 30; also 11,1 Pflanzen pro Topf.			

Man sieht, daß bei den einzelnen Versuchen das kleinste (6,8 g) und größte (10,2 g) Durchschnittsgewicht der gynomonözischen Pflanzen innerhalb der Grenzen liegt, die durch das kleinste (4,3 g) und größte (13,3 resp. 15,1 g) Durchschnittsgewicht der weiblichen Pflanzen gegeben sind, und daß das mittlere Gewicht aller (450) gynomonözischen Pflanzen: 8,48 g, nur wenig größer ist als das aller (333) weiblichen Pflanzen: 8,34 g; setzt man jenes gleich 100, so beträgt dieses etwa 97, ist also nur um 3 % geringer. Erwägt man nun noch, daß die gynomonözischen Pflanzen unbeabsichtigt doch etwas günstigere Entwicklungsbedingungen erhalten hatten (es stand, wie am Fuß der Tabelle 12 gezeigt ist, immer 10 gynomonözischen Pflanzen dieselbe Menge Erde zu Gebot, wie 11 weiblichen Pflanzen), so liegt es nahe, anzunehmen, daß unter völlig identischen äußeren Bedingungen die mehr oder weniger zwittrigen und die weiblichen Pflanzen überhaupt keinen wirklichen Größenunterschied zeigen, daß also die Größe bei *Satureia hortensis* keinen sekundären Geschlechtscharakter abgibt.

Für die übrigen von mir untersuchten Gynodiözisten *(Silene, Plantago, Knautia, Scabiosa)* liegen mir keine genauen Bestimmungen vor. Auffallend kleiner (leichter) können die Weibchen aber auch hier nicht sein. Damit stimmt auch, was aus einem Studium der Literatur hervorgeht: die weiblichen Pflanzen sind bald kleiner (*Digitalis* nach Ludwig), bald größer (*Lycopus europaeus* und *Echium vulgare* nach Schulz) gefunden worden. Dagegen ist bei den Androdiözisten, soviel wir zurzeit wissen, die männliche Pflanze durchschnittlich wohl sicher wirklich kleiner als die zwittrige, also eine Größendifferenz als sekundärer Geschlechtscharakter vorhanden. Auch hier muß man natürlich im Auge behalten, daß andromonözische Exemplare durch schlechte Ernährung männlich werden; nimmt man aber die Zahl der gebildeten Blüten als Maßstab, so ist bei *Geum intermedium* durch Beobachtung derselben Stöcke während einiger Jahre leicht zu zeigen, wie die männlichen Stöcke schwächer sind als die stark andromonözischen und diese schwächer als die fast rein zwittrigen.

Anhang.

Tabelle A. Zu Versuch A, vgl. S. 667.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve a, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	8	4	4	—	—	50	50	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	16	8	8	—	—	50	50	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	35	28	5	2	—	80	14	6	—	6
4	21. 7.—25. 7.	54	52	2	—	—	96	4	—	—	—
5	26. 7.—30. 7.	195	187	3	1	4	96	2	1	2	3
6	31. 7.—4. 8.	165	156	4	2	3	95	2	1	2	3
7	5. 8.—9. 8.	310	293	7	2	8	95	2	1	2	3
8	10. 8.—14. 8.	214	142	10	5	57	66	5	2	27	29
9	15. 8.—19. 8.	82	39	4	4	35	48	5	5	43	48
10	20. 8.—24. 8.	54	21	4	3	26	39	7	6	48	54
11	25. 8.—29. 8.	24	1	5	5	13	4	21	21	54	75
12	30. 8.—3. 9.	17	1	—	6	10	6	—	35	59	94
13	4. 9.—8. 9.	7	—	1	—	6	—	14	—	86	86
14	9. 9.—13. 9.	4	—	—	—	4	—	—	—	100	100
15	14. 9.—18. 9.	2	—	—	—	2	—	—	—	100	100
16	19. 9.—23. 9.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	12. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	22. u. 24. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	zusammen:	1187	932	57	30	168	78,5	4,8	2,5	14,2	16,7

Tabelle B. Zu Versuch B, vgl. S. 668.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve b, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	6	1	5	—	—	17	83	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	6	2	4	—	—	33	67	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	17	16	—	1	—	94	—	6	—	6
4	21. 7.—25. 7.	26	23	2	1	—	88	8	4	—	4
5	26. 7.—30. 7.	92	84	8	—	—	91	9	—	—	—
6	31. 7.—4. 8.	76	65	5	—	6	86	7	—	8	8
7	5. 8.—9. 8.	90	77	4	2	7	86	4	2	8	10
8	10. 8.—14. 8.	69	23	3	1	42	33	4	1	61	62
9	15. 8.—19. 8.	23	3	2	3	15	13	9	13	65	78
10	20. 8.—24. 8	9	2	—	—	7	22	—	—	78	78
11	25. 8.—29. 8.	5	—	—	1	4	—	—	25	75	100
12	30. 8.—3. 9.	12	—	—	2	10	—	—	17	83	100
13	4. 9.—8. 9.	3	—	—	—	3	—	—	—	100	100
14	9. 9.—13. 9.	3	—	—	—	3	—	—	—	100	100
15	14. 9.—18. 9.	4	—	—	—	4	—	—	—	100	100
16	19. 9.—23. 9.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
17	12. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	22. u. 24. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	zusammen:	441	296	33	11	101	67,1	7,5	2,5	22,9	25,4

Tabelle C. Zu Versuch C, vgl. S. 669.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve c, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	13	12	1	—	—	92	8	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	15	13	2	—	—	87	13	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	30	30	—	—	—	100	—	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	38	36	—	2	—	95	—	5	—	5
5	26. 7.—30. 7.	74	73	—	—	1	99	—	—	1	1
6	31. 7.—4. 8.	45	44	1	—	—	98	2	—	—	—
7	5. 8.—9. 8.	42	34	1	4	3	81	2	10	7	17
8	10. 8.—14. 8.	28	4	4	6	14	14	14	21	50	71
9	15. 8.—19. 8.	15	—	—	7	8	—	—	47	53	100
10	20. 8.—24. 8.	14	—	—	1	13	—	—	7	93	100
11	25. 8.—29. 8.	21	—	—	—	21	—	—	—	100	100
12	30. 8.—3. 9.	20	—	—	—	20	—	—	—	100	100
13	4. 9.—8. 9.	5	—	—	—	5	—	—	—	100	100
14	9. 9.—13. 9.	10	—	—	—	10	—	—	—	100	100
15	14. 9.—18. 9.	3	—	—	—	3	—	—	—	100	100
16	19. 9.—23. 9.	5	—	—	—	5	—	—	—	100	100
17	12. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	22. u. 24. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	zusammen:	378	246	9	20	103	65,1	2,4	5,3	27,2	32,5

Tabelle D. Zu Versuch D, vgl. S. 670.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve d, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	13	6	7	—	—	46	54	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	6	5	1	—	—	83	17	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	47	43	4	—	—	91	9	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	66	61	4	—	1	92	6	—	2	2
5	26. 7.—30. 7.	190	178	5	3	4	94	3	1	2	3
6	31. 7.—4. 8.	129	125	2	1	1	97	2	1	1	2
7	5. 8.—9. 8.	161	104	21	35	1	65	13	22	1	23
8	10. 8.—14. 8.	68	2	2	63	1	3	3	93	1	94
9	15. 8.—19. 8.	40	—	—	39	1	—	—	98	2	100
10	20. 8.—24. 8.	258	—	—	165	93	—	—	64	36	100
11	25. 8.—29. 8.	174	—	—	61	113	—	—	35	65	100
12	30. 8.—3. 9.	177	—	—	3	174	—	—	2	98	100
13	4. 9.—8. 9.	310	—	1	1	308	—	—	—	100	100
14	9. 9.—13. 9.	291	—	—	—	291	—	—	—	100	100
15	14. 9.—18. 9.	150	—	—	—	150	—	—	—	100	100
16	19. 9.—23. 9.	114	1	11	—	102	1	10	—	89	89
17	12. 10.	1	—	—	—	1	—	—	—	100	100
18	22. u. 24. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	zusammen:	2185	525	58	361	1241	24,0	2,6	16,5	56,8	73,3

Tabelle E. Zu Versuch D, vgl. S. 672.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve e, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	5	—	1	1	3	—	20	20	60	80
5	26. 7.—30. 7.	33	15	2	1	15	45	6	3	45	48
6	30. 7.—4. 8.	21	16	—	1	4	76	—	5	19	24
7	5. 8.—9. 8.	37	19	2	3	13	51	5	8	35	43
8	10. 8.—14. 8.	15	5	2	2	6	33	13	13	40	53
9	15. 8.—19. 8.	12	1	1	2	8	8	8	17	67	84
10	20. 8.—24. 8.	10	—	—	1	9	—	—	10	90	100
11	25. 8.—29. 8.	16	—	—	1	15	—	—	6	94	100
12	30. 8.—3. 9.	25	—	—	—	25	—	—	—	100	100
13	4. 9.—8. 9.	19	1	1	1	16	5	5	5	84	89
14	9. 9.—13. 9.	5	—	—	1	4	—	—	20	80	100
15	14. 9.—18. 9.	33	—	—	1	32	—	—	3	97	100
16	19. 9.—23. 9.	37	—	—	—	37	—	—	—	100	100
17	12. 10.	66	—	—	—	66	—	—	—	100	100
18	22. u. 24. 10.	5	—	—	—	5	—	—	—	100	100
	zusammen:	339	57	9	15	258	16,8	2,7	4,4	76,1	80,5

Tabelle F. Zu Versuch F, vgl. S. 673.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve f, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	21	—	1	9	11	—	5	43	52	95
5	26. 7.—30. 7.	25	15	1	—	9	60	4	—	36	36
6	31. 7.—4. 8.	18	14	—	—	4	78	—	—	22	22
7	5. 8.—9. 8.	37	18	6	2	11	49	16	5	30	35
8	10. 8.—14. 8.	11	1	1	4	5	9	9	36	45	81
9	15. 8.—19. 8.	38	5	1	6	26	13	3	16	68	84
10	20 8.—24. 8.	39	1	—	3	35	3	—	8	90	98
11	25. 8.—29. 8.	36	1	—	—	35	3	—	—	97	97
12	30. 8.—3. 9.	56	3	—	—	53	5	—	—	95	95
13	4. 9.—8. 9.	41	2	2	—	37	5	5	—	90	90
14	9. 9.—13. 9.	51	1	1	—	49	2	2	—	96	96
15	14. 9.—18. 9.	36	1	—	—	35	3	—	—	97	97
16	19. 9—23. 9.	39	—	—	—	39	—	—	—	100	100
17	12. 10.	16	—	—	—	16	—	—	—	100	100
18	22. u 24. 10.	1	—	—	—	1	—	—	—	100	100
	zusammen:	465	62	13	24	366	13,3	2,8	5,2	78,7	83,9

Tabelle G. Zu Versuch G, vgl. S. 676.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve g, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	6	3	2	—	1	50	33	—	17	17
2	11. 7.—15. 7.	15	9	6	—	—	60	40	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	38	32	6	—	—	84	16	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	70	67	2	—	1	96	3	—	1	1
5	26. 7.—30. 7.	204	189	2	1	12	93	1	—	6	6
6	31. 7.—4. 8.	212	196	4	—	12	92	2	—	6	6
7	5. 8.—9. 8.	306	294	7	1	4	96	2	—	1	1
8	10. 8.—14. 8.	400	289	22	5	84	72	6	1	21	22
9	15. 8.—19. 8.	364	169	24	1	170	46	7	—	47	47
10	20. 8.—24. 8.	318	138	38	4	138	44	12	1	44	45
11	25. 8.—29. 8.	363	98	38	3	224	27	10	1	62	63
12	30. 8.—3. 9.	296	88	31	1	176	30	10	—	59	59
13	4. 9.—8. 9.	199	36	32	—	131	18	16	—	66	66
14	9. 9.—13. 9.	131	16	4	1	110	12	3	1	84	85
15	14. 9.—18. 9.	83	1	4	—	78	1	5	—	94	94
16	19. 9.—23. 9.	69	2	3	—	64	3	4	—	93	93
17	12. 10.	24	—	—	—	24	—	—	—	100	100
18	22. u. 24. 10.	4	—	—	—	4	—	—	—	100	100
	zusammen:	3102	1627	225	17	1233	52,4	7,2	0,5	39,7	40,2

Tabelle H. Zu Versuch H, vgl. S. 678.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve h, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	9	6	3	—	—	66	33	—	—	—
2	11. 7.—15. 7.	13	11	1	—	1	85	8	—	8	8
3	16. 7.—20. 7.	34	30	4	—	—	88	12	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	63	58	4	1	—	92	6	2	—	2
5	26. 7.—30. 7.	185	171	6	5	3	92	3	3	2	5
6	31. 7.—4. 8.	180	167	5	1	7	93	3	1	4	5
7	5. 8.—9. 8.	256	239	3	2	12	93	1	1	5	6
8	10. 8.—14. 8.	311	212	21	4	74	68	7	2	24	26
9	15. 8.—19. 8.	253	120	25	1	107	47	10	—	42	42
10	20. 8.—24. 8.	279	111	27	1	140	40	10	1	50	51
11	25. 8.—29. 8.	273	83	27	1	162	30	10	—	59	59
12	30. 8.—3. 9.	221	84	32	4	101	37	14	2	46	48
13	4. 9.—8. 9.	147	40	19	1	87	27	13	1	59	60
14	9. 9.—13. 9.	66	13	5	1	47	20	8	2	71	73
15	14. 9.—18. 9.	22	4	—	—	18	18	—	—	82	82
16	19. 9.—23. 9.	11	1	—	1	9	9	—	9	82	91
17	12. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	22. u. 23. 10.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	zusammen:	2323	1350	182	23	768	58,11	7,85	0,99	33,06	34,05

Tabelle I. Zu Versuch I, vgl. S. 679.

Periode	Datum	Gesamtzahl der Blüten	I zwittrig	II zwittrig Staubgef. ± verkümm.	III zwittrig Staubgef. alle kontabeszent	IV weiblich	I in %	II in %	III in %	IV in %	Kurve i, III u. IV zusamm. in %
1	5. 7.—10. 7.	3	3	—	—	—	100	—	—	—	—
2	11. 7 —15. 7.	8	8	—	—	—	100	—	—	—	—
3	16. 7.—20. 7.	32	32	—	—	—	100	—	—	—	—
4	21. 7.—25. 7.	34	33	1	—	—	97	3	—	—	—
5	26. 7.—30. 7.	85	77	6	—	2	91	7	—	2	2
6	31. 7.—4. 8.	65	61	1	—	3	94	2	—	5	5
7	5. 8.—9. 8.	76	59	5	4	8	78	7	5	11	16
8	10. 8.—14. 8.	90	33	11	1	45	37	12	1	50	51
9	15. 8.—19. 8.	77	28	6	4	39	36	8	5	51	56
10	20. 8.—24. 8.	63	13	7	—	43	21	11	—	68	68
11	25. 8.—29. 8.	67	16	6	—	45	24	9	—	67	67
12	30. 8.—3. 9.	57	15	2	2	38	26	4	4	67	71
13	4. 9.—8. 9.	40	3	4	—	33	8	10	—	82	82
14	9. 9.—13. 9.	22	2	2	—	18	9	9	—	82	82
15	14. 9.—18. 9.	15	1	1	—	13	7	7	—	87	87
16	19. 9.—23. 9.	14	1	1	—	12	7	7	—	86	86
17	12. 10.	8	—	—	—	8	—	—	—	100	100
18	22. u. 24. 10.	1	—	—	—	1	—	—	—	100	100
	zusammen:	757	385	53	11	308	50,9	7,0	1,5	40,7	42,2

Tabelle K. Zu S. 689.

	zu-sammen	Mai														
		12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	27.
Pflanze A:																
Zahl der Blüten . .	137	7	10	21	17	6	17	11	9	12	11	10	6			
Zahl d. taugl. Anth.	472	0	0	0	12	4	36	56	65	113	97	59	30			
in %	**34,4**	**0**	**0**	**0**	**7,1**	**6,7**	**21**	**51**	**72**	**94**	**88**	**59**	**50**			
Pflanze B:																
Zahl der Blüten . .	164	5	17	18	16	12	23	8	8	8	13	10	12	6	6	2
Zahl d. taugl. Anth.	553	0	0	2	7	7	42	47	58	68	108	89	52	25	29	19
in %	**33,7**	**0**	**0**	**1,1**	**4,4**	**5,8**	**18,3**	**59**	**73**	**85**	**83**	**89**	**43**	**42**	**48**	**95**

Pflanze C:

		15.	17.	18.	19.	21.	22.	23.	24.	25.	26.	28.	29.	30. Mai
Zahl der Blüten . .	90	1	2	6	1	4	5	8	12	10	15	4	20	2
Zahl d. taugl. Anth.	834	2	2	38	5	37	49	80	120	100	150	40	191	20
in %	**92,7**	**20**	**10**	**63**	**50**	**93**	**98**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**96**	**100**

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes, Band LXV.

1.

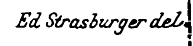
5.

6.

11a.

11b.

7b.



E. Laue. Lith. Inst. Berlin

Jahrb. f. r

Taf. II.

17.

19.

20.

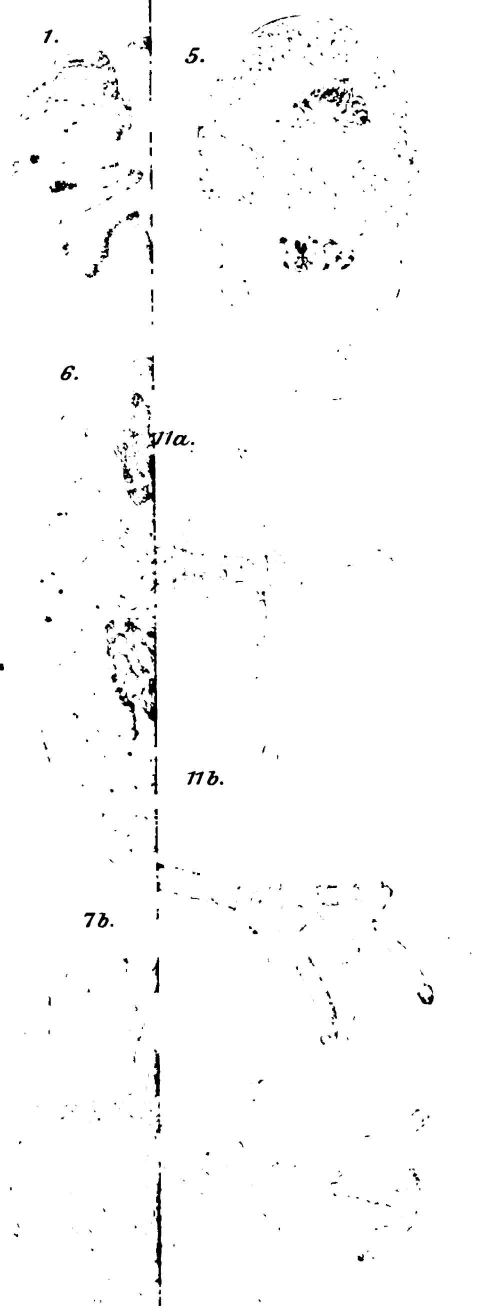
27.

Ed. Strasbur

E. Laue lith. Inst. Berlin

32.

41.



Ed Strasburger del. *E. Laue. Lith. Inst. Berlin*

Jahrb. f. r

Taf. II.

17.

19.

20.

27.

Ed. Strasbur

E. Laue lith. Inst. Berlin

32.

41.

E. Laue lith. Inst. Berlin.



